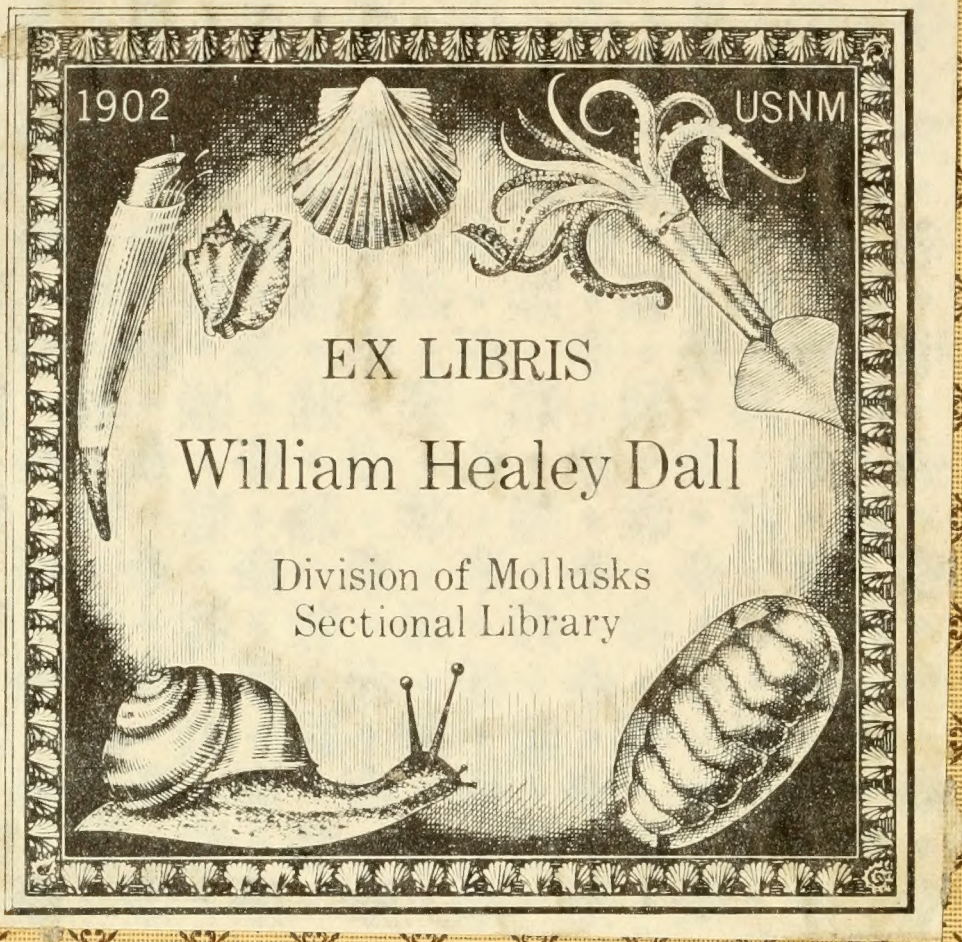
QL
430.5
A66J82
1901
MOLL.


1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library

I JORDAN

QL
430.5
A66J82
1901
Moll.

Seinem verehrten Lehrer, Herrn
Geheimrat, Professor, Dr. H. Ludwig
in Dankbarkeit überreicht
vom
Verfasser.

I JORDAN
29 62

Die Physiologie der Locomotion bei Aplysia limacina.

Division of Mollusks
Sectional Library

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

hohen philosophischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

eingereicht und mit den beigefügten Thesen verteidigt

am 25. Februar 1901, mittags 12 Uhr

von

Hermann Jordan.

Opponenten:
Dr. des. A. Reiffen
cand. phil. A. Ackermann
cand. chem. P. Lieske.

München.
Druck von R. Oldenbourg.
1901.

SMITHSONIAN INSTITUTION
340915
AUG 9 - 1949
NATIONAL MUSEUM

594.37
.J82
Moll.

Meiner lieben Mutter.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung.

1. Anatomische Einleitung 7
2. Allgemeiner Gebrauch der Locomotionswerkzeuge 10
3. Die Ausdehnung 11

II. Die Ganglien und ihre Wirkung auf die Locomotionswerkzeuge.

A. Experimenteller Teil 15

Methodik 15

Übersicht über die ausgeführten Operationen 18

a) Einflufs der Ganglien auf den Zustand der Muskulatur . 19

b) Einflufs der Ganglien auf die Bewegung 24

B. Theoretischer Teil 32

Litteraturbesprechung 32

a) Die quantitativen Funktionen der Ganglien 39

b) Die qualitativen Funktionen der Ganglien 46

Litteraturverzeichnis 49

I. Einleitung.

1. Anatomische Einleitung.

Für Aplysia limacina sind wir nicht in der Lage durch bloſsen Verweis auf die Litteratur uns der morphologischen Aufgabe zu entledigen, denn was uns die Autoren auch bieten — ich nenne in erster Linie Mazzarelli [1], Keferstein [2] auch Simroth [3] — es reicht nicht hin, ein klares Verständnis der physiologischen Vorgänge zu ermöglichen. Das notwendigste Fehlende zu ergänzen, ist der Zweck dieser Einleitung:

Aplysia limacina hat zwei Arten Locomotionswerkzeuge: den Fuſs und die Parapodien. (Diesen Namen entnehme ich Vayssière [12]). In ihrer äuſseren Form stellen beide massige Gebilde dar, deren Oberfläche vom Körperepithel des Tieres, deren Inhalt aber vorwiegend von Muskulatur gebildet wird. Über die Form des Fuſses brauche ich weiter nichts zu sagen, denn derselbe gleicht durchaus demjenigen unserer Landschnecken.

Die Parapodien sind paarige lappenförmige Anhangsgebilde des Mantels von halbkreisförmigem Umriſs, die am besten mit einem Flügelpaare zu vergleichen sind, weshalb ich sie denn auch meist, der Kürze halber, mit dem Namen »Flügel« bezeichne.

Die eigentliche Masse der Organe also wird durch Muskulatur dargestellt, die in Gestalt dicker, in Bindegewebe eingehüllter Bündel erscheint. Die Bündel ihrerseits bestehen aus einzelnen glatten Muskelfasern, von denen jede ihre besondere bindegewebige Hülle besitzt. Ein Schnitt durch eines dieser Organe

lehrt uns, dafs ein recht beträchtlicher Unterschied zwischen der Anordnung der Muskulatur unseres Objektes und derjenigen der glatten Muskelzellen bei höheren Tieren (z. B. Wirbeltiere) besteht: Während bekanntlich bei diesen die glatte Muskulatur, da wo sie überhaupt schichtbildend auftritt, gleichförmige, zusammenhängende Lagen bildet, so haben wir es bei unserm Objekt mit einer grofsen Zahl einzelner Bündel zu thun, die ziemlich wirr durcheinander laufen, und zwischen sich grofse Hohlräume frei lassen, in denen die Blutflüssigkeit cirkuliert. So kann denn auch eine Beschreibung des Verlaufes der Bündel nur eine annähernde sein.

Im Fufse verlaufen die Hauptbündel mehr oder weniger der Sohle parallel. Sie zerfallen in längs- und querlaufende, die auf dem Querschnitt durch den Fufs in übereinander liegende, unregelmäfsig alternierende Schichten geordnet erscheinen.

Aufser diesen Hauptbündeln kommen auch aufsteigende, im Allgemeinen senkrecht oder schräg zur Sohle verlaufende Züge vor, die aber im Verhältnis zu denen, die der Sohle parallel sind, an Menge völlig zurücktreten. Einzelne Stellen meiner Schnitte machen es wahrscheinlich, dafs diese Züge von den beschriebenen Hauptbündeln abbiegen, um zur Sohle zu verlaufen; sie dienen wohl dazu, durch ihre Kontraktion kleine Einbuchtungen der Haut an der Sohle hervorzurufen, die dem Tiere beim Haften an einer Unterlage als Saugorgane dienen.

Ich will hier schon erwähnen, dafs die äufsere Oberfläche des Fufses beträchtliche Protuberanzen zeigt, die man auch am lebenden Tiere beobachten kann. Auf den Bau und die Bedeutung dieser Gebilde kommen wir später zu sprechen.

In den Flügeln verlaufen die Hauptbündel den Aufsenwänden parallel, und zwar sind die einen auch parallel mit der Ansatzlinie der Flügel, die andern stehen senkrecht oder schräg auf dieser Linie. Jene noch zu besprechenden Protuberanzen, wie wir sie beim Fufse sahen, kommen auch hier bei den Flügeln vor.

Die Anatomie des Centralnervensystems ist sattsam bekannt. Uns interessieren nur die beiden in einen einzigen

Bindegewebsknoten eingelagerten, eng zusammengerückten Cerebralganglien und die beiden Pedalganglien, mit den beiden Cerebropedalcommissuren und der Intrapedalcommissur.

Wichtig sind ferner diejenigen Ganglien oder Ganglienzellen, welche in Begleitung der peripheren Nerven gefunden werden, hauptsächlich wohl im Bereiche des Mantels. Mazzarelli (1), Keferstein (2) und Simroth (3) beschrieben diese und bilden sie zum Teil auch ab. Ich glaube, mich auf diese Angaben verlassen zu können, denn erstens wird ihre Zuverlässigkeit durch den physiologischen Versuch bestätigt, und weiter habe ich selber auf Schnitten innerhalb der Muskulatur des Mantels wie der Locomotionsorgane Zellen gesehen, deren nervöse Natur mir nicht zweifelhaft erschien. Kurz, es besteht sicherlich innerhalb des gesamten Mantels (ich rechne Fufs und Flügel dazu) ein Netz von Nerven und Ganglienzellen. Physiologisch, um das vorweg zu nehmen, wäre dieses Netz als ein Teil des centralen Nervensystems aufzufassen; die sogenannten, von den Pedalganglien ausgehenden, peripheren Nerven wären dann als intracentrale Bahnen anzusehen. — Da ich nun bei meinen Versuchen niemals die Muskulatur isoliert betrachtet habe, sondern immer in Verbindung mit jenem Netz, so bediene ich mich im folgenden des Namens »Mantelsystem« zur Bezeichnung der Muskulatur verbunden mit dem Netz. Ich thue dies schon deswegen, weil ich mir wohl bewufst bin, dafs das Vorhandensein eines Teiles des Centralnervensystems — im physiologischen Sinne — innerhalb des Mantels, keineswegs durchaus bewiesen ist. Der Name »Mantelsystem« also soll ausdrücken, dafs wir es mit einer zusammengesetzten Gröfse zu thun haben, deren genaue Analyse uns in absolut zuverlässiger Weise nicht gelungen ist; ich erwähne noch einmal, dafs wir ihrer vorläufig auch nicht bedürfen.

Was nun die Nomenclatur der Ganglien betrifft, so werde ich mir erlauben, die alten, der vergleichenden Anatomie entstammenden Namen beizubehalten, auch werde ich hierfür meine Gründe darthun bei Gelegenheit der Besprechung einiger Arbeiten, deren Autoren neue Bezeichnungen in Anwendung bringen.

2. Allgemeiner Gebrauch der Locomotionswerkzeuge.

Der Bewegung des Fufses liegt eine Art Wellenbewegung zu Grunde. Diese zu veranschaulichen, stellen wir uns die Sohle der Länge nach in Abschnitte zerlegt vor (Fig. 1). Die Welle

Fig. 1.

beginnt damit, dafs sich der vordere Abschnitt A B in der Richtung nach *A* ausdehnt, bei *A* haftet, durch Kontraktion *B* zu *A* nähert; gleichzeitig läfst der Teil *B C* den Boden los und dehnt sich bis B haftet, dann folgt eine Kontraktion *B C* begleitet von einer Ausdehnung *C D* und Haften von *C* u. s. w. Entziehen wir dem Fufs die Unterlage, so fällt das Haften fort, und wir erhalten eine ständige von vorn nach hinten laufende Welle, in der die Berge durch gedehnte, die Thäler durch kontrahierte Partien gebildet werden, und die erst durch zweckmäfsiges Haften zur Locomotion verwandt werden kann.

Ähnliche, jedoch von hinten nach vorn laufende Wellen beobachtet Simroth (3) an der Sohle der Landnacktschnecken, doch sind sie bei diesen auf einen Teil des Fufses beschränkt. — Spontan kann diese normale Grundbewegung beliebig geändert werden, so z. B. kann das Tier Bewegungen machen, die ähnlich denjenigen sind, wie sie Spannerraupen ausführen Dann haben wir uns nur den Fufs in zwei, statt in mehrere Teile zerlegt vorzustellen.

Die Parapodien-Flossenorgane dienen dem Tier zum Schwimmen. Im allgemeinen tritt ihre Bewegung vicariierend, nicht unterstützend für die des Fufses auf, so etwa immer dann, wenn man dem Fufse die Unterlage entzieht. Die Mechanik der Bewegung des Flügels ist folgende: Indem sie abwechselnd auseinandergehen und zusammenschlagen, laufen Wellen von vorn nach hinten, die dadurch entstehen, dafs nicht der ganze Flügel auf einmal sich seitlich bewegt, sondern erst eine vorn gelegene Strecke, der streckenweise der übrige Flügel folgt; es entsteht so eine Bewegung, wie solche die sogenannten Serpentintänzerinnen mit ihrem Gewande ausführen (ähnliches bei

Loligo, Sepia, Raja etc.). Was uns an dieser Flügelbewegung hauptsächlich interessiert, ist, dafs wir es auch hier mit der temporären Aufeinanderfolge der Kontraktion und Ausdehnung lokal aufeinander sich folgender Muskelteile zu thun haben. Allgemeine tonische Kontraktion bedingt Verkürzung des gesamten Flügels. —

Von der Lebensweise unserer Tiere ist für nachfolgende Untersuchung folgendes wichtig: Sie bleiben meist ruhig an einem Platze ohne ausgiebige Bewegungen zu machen. Trotz ihrer Sinnesorgane dauert es lange, bis sie, selbst ausgehungert, in der Nähe liegendes Futter (Ulva) auffinden. Durch irgend welchen Hautreiz kann man das Tier nicht zur Flucht bringen, sondern es ballt sich zusammen und scheidet den bekannten intensiven roten Farbstoff ab.

3. Die Ausdehnung.

So weit die oben beschriebenen Bewegungsformen durch Kontraktionen der Muskeln zu stande kamen, boten sie dem Verständnisse keinerlei Schwierigkeiten. Wie aber dehnt dieses skelettlose Tier seinen Körper oder einzelne Teile desselben aus, was dient den Muskeln als Antagonist? Es spielen nämlich solche aktive Ausdehnungen eine grofse Rolle bei der Bewegung des Tieres: das sahen wir, als wir die normale wellenförmige Grundbewegung des Fufses besprachen, die aus Kontraktion und aktiver Ausdehnung bestehen mufs, da sie auch ohne Unterlage vor sich geht; davon habe ich mich oft überzeugt. Wollte ferner das Tier die Flügel nur durch Kontraktion der äufsern Muskeln auseinander klappen, so würde nur eine Verkürzung entstehen, es mufs auch eine aktive Dehnung der inneren Muskulatur eintreten.

Dann wieder beweisen einzelne ausgeschnittene Stücke, die sich nämlich sehr wohl insgesamt ausdehnen können, dafs eine Ausdehnung ohne gleichzeitige Kontraktion benachbarter Stellen möglich ist. Auch ein ganzes Tier kann man durch Gift zu totaler Ausdehnung bringen. Ich glaube diese Thatsachen präcisieren unser Problem genügend.

Ich habe in der Litteratur nur zwei Angaben über diese Frage gefunden, und zwar erstens bei Schönlein (4), der bemerkt, »dafs die noch mit Haut bedeckten muskulösen Organe viel leichter und vollkommener erschlaffen als ein ausgeschnittener Muskelstreifen«. Schönlein hat die Spur nicht weiter verfolgt; in wiefern er recht hat, sehen wir gleich. Dann beschäftigt sich auch Simroth (3) mit dieser Frage, doch davon, wenn wir seine Arbeit besprechen.

Es fällt auf, dafs wenn man an einer Stelle des Mantels unseres Objektes Kontraktion durch Reiz erzeugt, die schon erwähnten blasenförmigen Gebilde auf der Haut auftreten, die, mit Flüssigkeit gefüllt, augenscheinlich unter hohem Drucke sich befinden. Sie können sowohl auf als neben der kontrahierten Stelle entstehen, und sind je nach Stärke des Tonus in den betreffenden Muskeln verschieden. Ganz verschwinden sie nur bei jener Ausdehnung, die man allein durch Giftinjektionen erreichen kann (Pelletierin, Cocaïn), sie wachsen zu dicken, festen Blasen etwa in der Umgebung verletzter Stellen an. Folgende Versuche sollen uns nun die Rolle, die diese Blasen bei der Muskelausdehnung spielen, klar machen: Wir entnehmen dem fast ganz erschlafften Fufs oder Flügel Stücke und zwar: a) grofse, unter deren Haut ganze Blasen sind, b) kleine, bei denen alle Blasen angeschnitten sind, legen sie auf eine glatte Unterlage und reizen mit dem Induktionsapparat.

a) Grofse Stücke kontrahieren sich stark, die nur ganz schwach angedeuteten Blasen nehmen an Umfang und Spannung zu, hört der Reiz auf, so dehnen sich die Stücke bis zur ursprünglichen Gestalt aus.

b) Die kleinen Stücke kontrahieren sich auch, nehmen ein runzeliges Aussehen an und dehnen sich nach Aufhören des Reizes nicht wieder aus. Der Tonus in ihnen hört auf, denn man kann sie zur ursprünglichen Gestalt ausziehen. — Sticht man den grofsen Stücken oder etwa auch dem ganzen Fufse alle Blasen einzeln auf, so nehmen diese die Eigenschaften unserer »kleinen Stücke« an.

Aus diesen Versuchen also geht hervor, dafs die Ausdehnung der erschlafften, tonuslosen Muskulatur von der in den Blasen enthaltenen Blutflüssigkeit abhängt, welche aus den gespannten Behältern in die intermuskulären Lacunen gepreſst wird, und dabei die einzelnen Muskelbündel ausdehnt, indem diese, erschlafft, einen »locus minoris resistentiae« bilden. Sie ihrerseits treiben durch Kontraktion das Wasser in die Blasen.

Betrachten wir nun diese letzteren genauer. Da vom ganzen Mantel Kontraktionen ausgeführt werden können, und dementsprechend der ganze Mantel die Fähigkeit haben mufs, sich auszudehnen, so finden wir auch ganz und gar auf ihm verteilt die Fähigkeit, solche Blasen zu bilden. Diese nun sind Hohlräume, die sich unter der Körperhaut des Tieres finden und im Grunde nichts anderes als erweiterte Lacunen darstellen.

Wenn die Kontraktion einen gewissen Höhepunkt erreicht hat, so wird — nur durch das Verschwinden der zwischenliegenden Lacunen — der Zusammenhang dieser Blasen mit dem übrigen Circulationssystem unterbrochen, so dafs wir es nun mit durchaus isolierten Hohlräumen zu thun haben. Dies konnte ich auf folgende Weise zeigen: Einem Tiere, welches nach einer weiter unten zu beschreibenden Operation den einen Flügel in ständiger Kontraktion zu tragen gezwungen war, injicierte ich in diesen Flügel eine konzentrierte Lösung von Gentianaviolett. Während sich nun bei normalen Tieren Farbstoffe, wo sie auch eingespritzt werden, augenblicklich innerhalb des ganzen Körpers verteilen (ich fand dies bei Versuchen mit Methylenblau), so blieb im vorliegenden Falle die Ausbreitung der Lösung auf einen Teil des Flügels beschränkt, einen Teil, der infolge der Kontraktion fast zu einer einheitlichen Blase angeschwollen war. Der Farbstoff wirkte übrigens giftig, so zwar, dafs die gefärbte Partie des Flügels abgestofsen wurde. Injiciert man einem so operierten Tiere Cocaïn oder ein anderes, lokale Ausdehnung bewirkendes Gift, so dehnt sich der ganze Körper aus, bis auf die ständig kontrahierten Teile, denen man erst eine specielle Injektion an Ort und Stelle geben mufs, um den gleichen Erfolg zu haben.

Der Umstand, dafs die Blasen immer unter der Haut des Tieres auftreten, erklärt auch den Befund Schönleins (4), »dafs die noch mit Haut bedeckten muskulösen Organe viel leichter und vollkommener erschlaffen, als ein ausgeschnittener Muskelstreifen«, d. h. ein ausgeschnittener Muskelstreifen erschlafft eben gar nicht, oder dehnt sich, besser gesagt, nicht aus.

Wodurch wird nun die Flüssigkeit bei eintretender Muskelerschlaffung in die Hohlräume zwischen die Bündel gepreſst? Sicher nur durch die Elasticität der Gewebselemente, welche die Blase umgeben und durchsetzen. Das lehren schon die Versuche: Wie könnte ein cocaïnisiertes Tier sich ganz und gar ausdehnen, wenn etwa um die Blasen circulär verlaufende Muskelfasern sich zu dem Prozefs zusammenziehen müfsten, die doch — so wird uns das Studium der Vergiftungserscheinungen zeigen — in dem gegebenen Falle auch erschlaffen würden? Zum sicheren Nachweis nun habe ich Stücke vom Fufs im kontrahierten und im erschlafften Zustande geschnitten. Fig. 2 (Tafel) stellt eine Protuberanz des erschlafften Fufses, ohne Flüssigkeit also, und Fig. 3 (Tafel) eine solche des kontrahierten Fufses im Zustande der Blase dar. Die angegebenen Zustände erhielt ich dadurch, dafs ich einmal Cocaïn anwandte, das andere Mal nicht; eine ganz glatte Oberfläche ohne jede Protuberanzen konserviert zu erhalten, ist mir im ersten Falle nicht gelungen, doch um den Unterschied zwischen der mit Gewebe gefüllten und der blasigen Erhebung zu zeigen, eignen sich meine Präparate vorzüglich.

Da die von mir u. a. angewandte Färbung nach von Gieson gute Resultate lieferte, so konnte ich nachweisen, dafs in allen Blasen so gut wie keine Muskelfasern vorhanden sind; ganz vereinzelt fand sich die eine oder die andere, jedesmal aber in möglichst ungünstiger Lage, um eine Kontraktion der Blase herbeizuführen; sie gehörte wohl jenen, in der anatomischen Einleitung erwähnten Muskelzügen an, die senkrecht auf der Sohle des Fufses stehen. Wir sehen dagegen mit Bestimmtheit, dafs das ursprünglich kompakte und feste Bindegewebe zu einem ganz feinen Netz auseinander gesprengt ist, dessen einzelne Fasern ihrerseits stark gedehnt sind. Ursprünglich

gekräuselte Fasern werden stets glatt. Sogar das Epithel erleidet, wie die Figuren zeigen, eine Veränderung. Nach dem Gesagten bleibt uns nur übrig anzunehmen, dafs die Elasticität der Bindegewebsfasern den erforderlichen Druck auf die Flüssigkeit der Blase ausübt. Muskelpartien, die sich in unmittelbarer Nähe von solchen ausdehnen, die sich zusammenziehen, erhalten augenscheinlich ihr Wasser aus diesen, so sieht man dann auch im Verlaufe der beschriebenen gleichartigen Wellen der Locomotionsorgane keinerlei Blasen.

Nicht uninteressant ist noch das Folgende: Als ich bei dem bereits mehrfach erwähnten Tiere, welches gezwungen war, den einen Flügel stets kontrahiert zu tragen, eine aufsergewöhnlich starke Cocaïninjektion in diesen machte, trat Erschlaffung und Ausdehnung ein, aber nicht bis zur ursprünglichen Länge, welche erst durch Ziehen meinerseits erreicht werden konnte. Ob nun ein Teil des Wassers doch aus dem Organ ausgetreten war, oder ob die Elasticität der Blasen abgenommen hatte, liefs sich nicht feststellen, doch mufs man nach dem Versuche mit dem Farbstoffe, von dem innerhalb einer Woche und darüber nicht eine Spur in den übrigen Körper diffundierte, die letztere Erklärung für richtig halten.

II. Die Ganglien und ihre Wirkung auf die Locomotionswerkzeuge.

A. Experimenteller Teil.

Es sei mir gestattet, zunächst die für die folgenden Untersuchungen benutzten Methoden anzugeben, sowie zunächst ohne Rücksicht auf die Litteratur vorzugehen, um diese dann später zu besprechen.

Der in erster Linie eingeschlagene Weg war der des operativen Eingriffes. Wo es nötig erschien, wurde in herkömmlicher Weise der Induktionsapparat angewandt. Andere Methoden sind an Ort und Stelle beschrieben.

Die erste Schwierigkeit, die das Tier der Operation entgegensetzt, die heftigen Kontraktionen, hat schon Schönlein (5)

durch Pelletierininjektion beseitigt. Dieses Gift hat jedoch zwei Nachteile: es verpflichtet nämlich einmal zu einer genauen Dosierung und dann ist es in Verdünnung nicht haltbar. Ich habe nun eine Reihe von Giften auf ihre Wirkung auf Aplysia geprüft. Chloralhydrat, Urethanäthyl, Coffeïncitrat, Alkohol, Brommethyl, Pulegon und Cocaïn.

Erwähnenswerte Resultate gaben: Alkohol von etwa 10% an, gibt starke Kontraktion, Brommethyl ebenso. Pulegon vernichtet jedes Lebenszeichen in ganz kurzer Zeit.[1])

Cocaïn erwies sich für unsere Zwecke als überaus geeignet. Es wurde in 2 proc. Lösung in Seewasser angewandt. Wird 0,75 bis 1,5 ccm dieser Lösung in die Leibeshöhle des Tieres injiciert, so hört schnell jeder Tonus in der Muskulatur auf, das Tier zeigt (wie bei Anwendung von Pelletierin) eine einheitlich glatte, wasserstrotzende Oberfläche. Die Erregbarkeit auf äufsere Reize ist wohl etwas herabgesetzt, verschwindet aber erst bei Anwendung bedeutend gröfserer Dosen des Giftes.

Cocaïn wirkt so lokal wie generell, so auf das Mantelsystem wie auf die Centralganglien. Doch davon später. Eine für Operationen brauchbare Dosierung ist: auf 100 g Tier 0,3 ccm einer 2 proc.Lösung, eine Menge, die absolute Erschlaffung erzeugt, welche ihrerseits nach etwa ½ Stunde dem normalen Zustande weicht. Die Grenzen der Dosierung sind jedoch, so nach oben wie nach unten, sehr weit, so dafs ich mir nie die Mühe genommen habe, meine Tiere etwa abzuwiegen, sondern ich habe einem mittelgrofsen Tiere (welches etwa 300 g wiegt) 0,9 ccm gegeben, einem grofsen aber 1,5 ccm.

Bei der eigentlichen Operation ist es von gröfster Wichtigkeit, das Ausfliefsen der Blutflüssigkeit zu verhindern, da ein solches unbedingt den Tod des Tieres herbeiführt. Zu diesem Zweck wurde die Schnecke rechts und links von der zu öffnenden Stelle mit Haken an Ständern so befestigt, dafs der gesamte Körper in eine vertikale Lage kam, so natürlich, dafs

1) Da es mir nur darauf ankam, die für unsere Zwecke brauchbaren Gifte auszusuchen, so wurden die angegebenen Proben nicht mit absoluter Sorgfalt und den sonst notwendigen Wiederholungen ausgeführt.

die genannte Stelle zu oberst war. Dann wurde mit Scheere oder Messerchen geöffnet und der Eingriff vorgenommen.

Weitere Schwierigkeit bot die Behandlung der Wunde. Anfänglich fand ich meist schon in den ersten Tagen nach der Operation die ganze Naht ausnekrotisiert, die Wunde klaffend, so dafs das Tier an Blutverlust zu Grunde gegangen war. Ich bin schliefslich dazu gekommen, folgende Regeln zu beobachten:

I. Möglichst alle Operationen vom Fufs aus zu machen (abgesehen von einigen Kontrollversuchen). II. Die Wunde mit möglichst wenig Stichen in fortlaufender Naht so zu vernähen, dafs die Ränder weit übereinander lagen. III. Mit den einzelnen Stichen möglichst wenig des unter der Haut liegenden Gewebes zu fassen. Auf diese Weise habe ich Tiere Monate lang gehalten, und ein Verbluten kurz nach der Operation, in der oben geschilderten Weise trat nur äufserst selten ein. Kleine Wunden am Rumpfe heilen vielleicht am schnellsten ohne jede Behandlung durch Kontraktion des Tieres; allein in der Nähe der Centralganglien wird stets der Schlundkopf zwischen die Wundränder geprefst, so dafs die Heilung unmöglich ist, die bei unserer Methode schon durch die Cocaïnisierung erschwert würde.

Diese gesamte Technik ist übrigens von besonderer Wichtigkeit, da von der Lebensdauer nach der Operation das Resultat der meisten Versuche abhängt; es dauert oft Wochen, bis die »Shockwirkung« überwunden ist, und die Erscheinungen in unzweideutiger Klarheit eintreten. Dann dringt auch meist bei der Operation Luft in den Körper des Tieres ein, die es dann hindert zu sinken. Diese Luft wird freilich in wenigen Tagen ausgeschieden. —

Ich unternahm nun im Laufe der Zeit eine Reihe von Operationen, von denen ich eine tabellarische Übersicht gebe. Bemerkt sei, dafs nie eine Operation nur einmal gemacht wurde, sondern als Norm drei aufeinander folgende einwandfreie Resultate, bei wichtigen Fragen aber noch bedeutend mehr angesehen wurden. Die Ausnahmen bei belanglosen Operationen zeigt die Tabelle; dort sind nur die Tiere angeführt, deren Operation als wirklich gelungen zu betrachten ist.

Tabelle der Operationen.

Art der Operation	Nr. des Tieres	Datum der Operat.	Datum d. Todes
A. Exstirpation des Cerebralganglions	I (S. I 3)	13. Sept. 1899	29. Sept. 1899
	II (S. II 1)	24. » »	12. Okt. »
	III (S. II 15)	11. Okt.	26. Nov. »
	IV (S. II 16)	11. » »	14. Okt. »
	V (S. II 20)	14. » »	25. » »
	VI (S. III 1)	15. » »	29. Nov. »
B. Durchschneidung beider Cerebropedalcommissuren	I (S. I 1)	11. Sept. »	?
	II (S. II 2)	24. »	10. Okt. »
	III (S. III 5)	2. Nov. »	12. Dez. »
	IV (Datum verloren gegangen)		
C. Durchschneidg. einer Cerebropedalcommissur	I (S. II 13) rechts	7. Okt. 1899	12. Okt. »
	II (S. II 19) links	14. »	29. Nov. »
	III (S. III 7) »	4. » »	6. » »
D. Selbe Operation, vermehrt um die Durchschneidung der Intrapedalcommissur	I (S. II 3) links	25. Sept. »	6. Okt. »
	II (S. II 4) rechts	25. » »	4. Dez. »
	III (S. II 19) links	4. Nov. »	29. Nov. »
		II. Operation	
E. Exstirpation beider Pedalganglien	I (S. I 8)	19. Sept. 1899	1. Okt. »
	II (S. II 10)	4. Okt. »	6. »
	III (S. II 17)	14. » »	?
	IV (S. III 3)	16. » »	24. Nov. »
F. Exstirpation eines Pedalganglions	I (S. I 4) rechts	14. Sept. »	1. Okt. »
	II (S. I 5) links	14. » »	?
	III (S. II 14) »	8. Okt. »	14. Okt. »
	IV (S. II 18) »	14. » »	16. » »
	V »	15. Dez. »	26. Jan. »
	VI (S. III 4) rechts	15. »	12. Febr. »
	VII (S. III 2) links	15. Okt. »	1. Dez. »
	VIII »	4. Dez. »	?
G. Durchschneidg. d. Pedalcommissur	I (S. II 12)	7. Okt. »	14. Okt. »
	II (S. II 6)	2. Nov. »	29. Nov.
H. Durchschneidg. aller Sinnesnerven	S. II 8	2. Okt. »	13. Okt. »
I. Exstirpation des Bucalganglions	S. III 9	19. Sept.	24. Sept.

Die Art und Weise, wie die Tiere beobachtet wurden, geht aus der Beschreibung der Resultate hervor; erwähnt sei nur, daſs es natürlich ursprünglich mein Wunsch war, die Aplysien zu zwingen, zweckmäſsige Bewegungen auszuführen. Dabei benutzte ich — jedoch ohne Erfolg — elektrische und mechanische Reize der Haut; u. a. setzte ich das Tier auf eine Metallplatte, die mit dem einen Pol des Induktors in Verbindung stand, während der andere Pol ins Wasser ging; der einzige Erfolg waren Kontraktionen des ganzen Tieres, ein »Fluchtreflex« existiert nicht. Wie schon erwähnt, gelingt es nicht durch Futter, selbst ausgehungerte Tiere zu einer bestimmten Bewegung zu reizen.

a) Einfluſs der Ganglien auf den Zustand der Muskulatur.

1. Beobachtungen und Versuche, angestellt an Tieren ohne Cerebralganglion, sowie an solchen mit ein- oder beiderseitig durchschnittener Cerebropedalcommissur.

Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, daſs Exstirpation des Cerebralganglions und Durchschneidung beider Cerebropedalcommissuren Operationen sind, die für uns ein und dieselbe Bedeutung haben, nämlich die Ausschaltung des Cerebralganglions von der gesamten Locomotionsmuskulatur, ebenso wie die Durchschneidung einer dieser Commissuren die Isolierung der Muskulatur der entsprechenden Seite zur Folge hat. Denn die Nerven bei Aplysia verlaufen ungekreuzt, wie dies schon Steiner [6] findet.

Betrachten wir nun also eine Muskelpartie, die mit dem Cerebralganglion nicht mehr in Verbindung steht, so finden wir, daſs ihr Tonus höher ist, als derjenige normaler Teile, und die einseitig operierten Tiere zeigen, daſs dies nicht nur die Folge des »Shocks« ist, denn bei solchen ist ein Unterschied zwischen unnormaler und normaler Seite, im oben angedeuteten Sinne, recht wohl konstatierbar. Der unnormale Flügel ist immer etwas kürzer als der normale und zeigt ein mehr runzeliges Aussehen. Ich bemerke, daſs uns für solche Vergleiche zwischen operierter und nicht operierter Seite immer die Flügel zur Beobachtung

dienen, da am Fufse die Gegensätze, wie erklärlich, nicht scharf genug hervortreten.

Aufser dem oben Erwähnten fällt uns auf, dafs der Tonus in der vom Cerebralganglion isolierten Muskulatur unverhältnismäfsig hoch auf momentane Reize hin steigt. Um dies zu untersuchen, werden Tiere mit einseitig durchschnittener Cerebropedalcommissur (oder auch solche, die in Rubrik D angeführt sind) auf eine Seite gelegt, und zwar abwechselnd auf die normale und die unnormale, so zwar, dafs die zu beobachtende nach oben liegt. Zwischen die Flügel kommt ein Mafsstab, so dafs man die Retraktion dieser Schwimmorgane ablesen kann. Sobald nach dieser Vorbereitung Ruhe eingetreten ist, setzt man die Elektroden auf den Rand des Flügels, dieser zieht sich zurück, und man liest einfach die Strecke, um die er sich zurückzieht, ab. Der zur Reizung verwendete Strom wurde durch einen »Schlittenmagnetelektromotor« nach Du Bois-Reymond geliefert, der eine Primärrolle von 680 Windungen und eine Sekundärrolle von 5000 Windungen hatte. Letztgenannte Rolle deckte auf 1,7 cm die erstere bei einer gesamten Länge von 10 cm. In Gang gesetzt wurde der Apparat durch ein gewöhnliches Tauchelement.

Es ergaben sich folgende Zahlen:

Retraktion der	
unnormalen Seite	normalen Seite
2,5 cm	0,3 cm
2,1 »	0,5 »
2,0 »	0,7 »
2,3 »	0,6 »
	1,2 »
	1,1 »
	0,5 »
	0,2 »
	0,4 »
8,9 : 4 = 2,22 cm	5,5 : 9 = 0,61 cm
im Durchschnitt.	im Durchschnitt.

Es verhält sich also die Gröfse der Erregbarkeit der unnormalen Seite zu der der normalen wie **2,2 : 0,6**. Bei der normalen wurden so viele Ablesungen gemacht, weil sonst augen-

scheinlich spontane Retraktionen (1,2—1,1 cm) die Angabe zu ungenau gemacht hätten.

Gleicher Versuch bei einem anderen Tiere:

Anormale Seite	normale Seite
1,5 cm	0,15 cm
0,8 »	0,2 »
0,7 »	0,2 »
	0,6 »
3,0 : 3 = 1 cm	1,15 : 4 = 0,28 cm.

Das Verhältnis ist hier also 1 : 0,3.

Alle Tiere, die Rubrik C und D angibt, wurden auf diese Weise untersucht, doch halte ich es für unnötig, alle Zahlen anzugeben, die immer wieder die bewiesene Thatsache bestätigen. Ferner wurde ein ganz normales ziemlich grofses Tier untersucht, und gefunden, dafs sich sein Flügel im Durchschnitt um 0,5 cm zurückzieht.

Ergebnis der Versuche: Muskelteile, die noch mit dem Cerebralganglion in Verbindung stehen, sind bedeutend weniger leicht erregbar als solche, die vom genannten Ganglion isoliert sind.

Vielleicht kann man auch sagen: das Cerebralganglion hemmt die Reflexe.

In derselben Weise operierte Tiere (Rubrik C und D) werden mit der im methodischen Teile angegebenen Dosis Cocaïn vergiftet und auf dieselbe Weise untersucht. Es wird – innerhalb einiger Quadratmillimeter — bei jedem Aufsetzen der Elektroden dieselbe Stelle getroffen.

Anormale Seite	Normale Seite
1,3 cm	0,2 cm
1,0 »	0,2 »
1,0 »	0,15 »
⋮	0,1 »
0,6 »	⋮
⋮	abnehmend.
abnehmend	

Hieraus folgt, dafs trotz der Cocaïnvergiftung das Cerebralganglion die Erregbarkeit herabsetzt, und zwar verhältnismäfsig noch stärker herabsetzt als ohne jenes Gift; ferner, dafs durch

ständigen Reiz eine Ermüdung emtritt, und zwar, so scheint es, des percipierenden Organes; denn ändert man die gereizte Stelle nur um wenige Millimeter, so erfolgt sofort wieder eine volle Kontraktion.

Ich gebe einen weiteren Versuch an, dessen Erklärung mir jedoch einstweilen nicht möglich ist.

Unter Beibehaltungen der sonstigen Versuchsanordnung wendet man statt des Cocaïns 0,75 ccm einer Mischung von 70 proz. Alkohol 20 Teile und Seewasser 5 Teile an.

Anormale Seite	Normale Seite
0,7 cm	0,8 cm
0,7 »	1,3 »
0,6 »	0,55 »
1,1 »	0,4 »

Jedenfalls sehen wir, dafs bei diesem Kontraktion hervorrufenden Gifte der sonst nachgewiesene Unterschied in der Erregbarkeit beider Seiten wegfällt. —

Diesen Unterschied können wir auch an den übrigen Teilen des Körpers unseres Objektes wenigstens augenscheinlich machen, wenn auch nicht in Zahlen ausdrücken. Streichen wir einem operierten Tiere mit dem Finger gleichmäfsig über den ganzen Fufs, so krümmt sich das ganze Tier so, dafs die unnormale Seite die konkave ist.

An dieser Stelle sei erwähnt, dafs Exstirpation des Cerebralganglions auch zur Folge hat, dafs so Fühler wie Tentakel ständig eingezogen getragen werden.

2. Beobachtungen an Tieren, denen ein oder beide Pedalganglien exstirpiert sind.

Alle Beobachtungen zeigen ausnahmslos, dafs Muskelteile, die nicht mehr mit dem zugehörigen Pedalganglion in Verbindung sind, sich im Zustande einer ununterbrochenen heftigen Kontraktion befinden, die sich erst mit dem Tode löst. Um ein Beispiel anzugeben: Es war bei einem pedalganglienlosen Tiere der Mantel so kontrahiert, dafs die sonst immer von den Flügeln bedeckte Kiemen-Schildpartie weit aus jenen hervorragte. Der Syphonallappen, der nicht vom Pedalganglion

innerviert wird, war so mit Leibeshöhlenflüssigkeit gefüllt, dafs er nicht mehr gerollt werden konnte; auch der Kopf war durch dieselbe dick aufgetrieben. Die Kontraktion nahm mit der Zeit zu, ein Umstand, der die Erscheinung in scharfen Gegensatz zur sog. »Shockwirkung« setzt.

Ähnliche Resultate, die neben den einseitig angestellten Versuchen beweisen, dafs die beschriebenen Kontraktionen unmittelbare Folgen des Eingriffes sind, erhält man, wenn man ein Pedalganglion dadurch zum Absterben bringt, dafs man es in Cocaïn legt, ohne die Verbindung zwischen ihm und der Muskulatur zu stören. Zunächst tritt eine schwache Ausdehnung ein, mit der wir uns noch später zu beschäftigen haben werden, ein Umstand, der allein alle Einwände gegen den Versuch hinfällig macht, um dann einer starken Kontraktion Platz zu machen. Zu dieser Zeit findet man, dafs bei noch so starker (elektrischer) Reizung des betreffenden Pedalganglions keine Reaktion in den Muskeln eintritt, während diese auf direkte Erregung sich noch ein ganzes Stück zusammenziehen können. Also trägt wirklich die Abtötung oder Entfernung des Pedalganglions Schuld an der beschriebenen ständigen Kontraktion.

Teile, die nicht mehr mit einem lebenden Pedalganglion in Verbindung sind, behalten durch Hautreiz zugeführten Tonus auffallend lang. In normalen Verhältnissen tritt immer sofortige Ausdehnung ein. Versuche über die quantitative Verschiedenheit zwischen der Erregbarkeit normaler und solch unnormaler Muskelpartien konnten nicht angestellt werden, denn dazu müfsten beide Seiten erst zu gleicher Länge ausgedehnt sein, und das ist mit unseren Mitteln, wie ich weiter oben dargethan habe, unmöglich. (S. 11.) Aus den angeführten Befunden geht übrigens noch eines hervor: Es ist zwar die beschriebene Kontraktion sehr stark, aber doch nicht gleich der für Aplysia möglichen Maximalkontraktion, denn diese mufste erst durch Hautreiz erreicht werden. Und in der That ist es einem so operierten Tiere möglich, wenn auch nicht eben leicht, sich zu krümmen, so dafs die normale Seite die konkave ist.

b) Einfluſs der Ganglien auf die Bewegung.

Beobachtungen an Tieren, bei denen die Verbindungen des Cerebralganglions mit der Muskulatur ganz oder teilweise unterbrochen sind.

Bei meinen Bemühungen, die Aplysia zu irgend einer zweckmäſsigen Bewegung zu veranlassen, fand ich Gelegenheit, einiges über die Orientierung von am Boden liegenden Schnecken zu beobachten, und da die hierbei gefundenen Resultate etwas von unserem eingeschlagenen Wege abliegen, so will ich sie zu Beginn dieses Abschnittes angeben:

Die Anordnung des Versuches lautet ein für allemal so: Eine Schale wird zur Hälfte etwa mit Seewasser gefüllt, d. h. so weit, daſs die Versuchstiere nicht ganz davon bedeckt sind, da sonst die Tragkraft der Parapodien das Orientieren wesentlich erleichtert. In dieser Schale nun wird unser Objekt in eine beliebige, unnormale Lage gebracht, und die Versuche beobachtet, die es macht, um diese Lage mit der normalen zu vertauschen, d. h. mit dem Fuſse den Boden zu fassen, die Flügel aber nach oben zu tragen.

1. Das normale Tier: Auf welche Seite wir das Tier auch legen, es dreht Kopf und »Hals« so, daſs der Vorderteil des Fuſses den Boden faſst, um haftend den Körper nachzuziehen. Anders, wenn wir das Tier auf den Rücken legen: Gelingt es nämlich, dies so zu bewerkstelligen, daſs es völlig ausbalanciert ist, so macht es mit dem Kopf nach allen Seiten, auch nach oben, suchende Bewegungen. Es ist mir der Versuch einmal so gut gelungen, daſs ich selbst das Tier aus seiner Lage habe befreien müssen, und dabei ist zu bedenken, daſs ich Aplysien, sogar operierte, bei ähnlichen Versuchen noch ganz andere Verdrehungen des Vorderkörpers habe machen sehen, als zur Erfüllung der rein mechanischen Bedingung des Aufrichtens notwendig gewesen wäre.

Kurz, es ist wohl in erster Linie die einseitige Wirkung der Schwere und der einseitige Druck der Organe, durch welche dem Tiere die Richtung angegeben wird, wo der Boden zu finden sei.

Am natürlichen Aufenthaltsort der Aplysia im tiefen Wasser kommt, wie schon angedeutet, die geringere Schwere der Flügel verglichen mit der des Körpers noch zur Unterstützung der Orientierung hinzu: Tiere, die man in beliebiger Lage ins Aquarium, wirft, kommen meist schon orientiert auf dem Boden an. —

2. Ein Tier, dem alle vom Cerebralganglion zu den Sinnesorganen gehenden Nerven durchschnitten sind, orientiert sich genau wie ein normales, woraus hervorgeht, dafs Augen und Fühler zur Orientierung wenigstens nicht notwendig sind.

3. Ich fand, dafs ein Tier, dem das Cerebralganglion exstirpiert ist, sich meistens mit Leichtigkeit aufrichten kann, wenn es auf der linken Seite liegt, während es ihm auf der rechten Seite fast unmöglich war. Es fiel mir nun auf, dafs bei einzelnen Exemplaren die Dinge gerade umgekehrt lagen. Ich machte darum folgenden Versuch: Ich liefs ein so operiertes Tier sich etwa von der linken Seite aus orientieren, Fufs fassen. War das geschehen, so drehte ich es vorsichtig auf die rechte Seite, so aber, dafs der Fufs sich nicht eher vom Boden löste, als bis der Körper sich in voller Ruhelage befand. Nun orientierte sich der Fufs sofort. Eine genauere Beobachtung gibt die Erklärung zu dieser Erscheinung: Durch den unsymmetrischen Bau der Aplysia wird es bedingt, dafs sie, auf der linken Seite liegend, mit dem Rande des Fufses meist den Boden berührt, auf der rechten nicht. Wenn aber der Fufs den Boden berührt, dann und nur dann haftet er auch, und die Orientierung ist hergestellt.

Durch die Beweglichkeit der Organe in der Leibeshöhle kann sich das Verhältnis auch umdrehen, und mein oben beschriebener Versuch bewerkstelligt das. Findet keinerlei Berührung statt, so sucht der Fufs den Boden überall, gewöhnlich aber in der Richtung nach oben, da auch der Wasserspiegel einen »Haftreflex« auszulösen scheint, und niedriger Wasserstand ist ja Bedingung der Versuche.

Von einer eigentlichen Orientierung können wir im gegebenen Falle nicht sprechen, sondern nur von einem Reflex, der den Fufs veranlafst, Körper, die ihn berühren, auch den Finger, zu fassen und sich daran festzuheften. Im Bassin sehen wir

daher oftmals Tiere, bei denen das Cerebralganglion entfernt ist, nach allen möglichen Richtungen hin suchende Bewegungen machen, wenn sie den Boden verloren haben.

4. Beobachtungen an Tieren mit einseitig isoliertem Cerebralganglion.

Wir legen ein solches Tier auf die normale Seite und sehen an der konvexen Krümmung des Fufses, dafs der normale Teil desselben ganz richtig den Boden fassen will, der unnormale hingegen sich nach oben krümmt, weil ihn der Wasserspiegel augenscheinlich reizt. Es entspinnt sich ein förmlicher Wettkampf zwischen beiden Hälften, in dem meist der unnormale Teil Sieger bleibt, so dafs der ganze Fufs nunmehr den Wasserspiegel absucht.

Nunmehr legen wir das Tier auf die unnormale Seite und beobachten zwei Fälle, nämlich erstens: der Rand des Fufses berührt aus oben angedeuteten Gründen den Boden nicht, oder er berührt ihn. In diesem Falle arbeiten beide Hälften des Fufses gleichmäfsig für die Orientierung, die denn auch sofort eintritt, in jenem sehen wir, dafs der Fufs (konkav) zusammenklappt. Ich beobachtete oft, dafs dann die normale Seite die andere überspannte, den Boden fafst und den Körper aufrichtete. Diese Versuche habe ich besonders oft mit konstantem Resultat ausgeführt.

Über den Einflufs der Exstirpation des Pedalganglions brauchen wir kaum ein Wort zu verlieren. Diese Operation hat Lähmung im Gefolge, so dafs eine Orientierung natürlich ausgeschlossen ist. Bei einseitigem Eingriff handelt die normale Seite normal, die andere aber gar nicht, und hindert, ist sie nach oben gekehrt, jene durch ihre Kontraktion an der Arbeit.

Eine Untersuchung über die Funktion der Oto- (Stato-) cysten konnte ich wegen Mangels feiner Instrumente nicht vornehmen. Bei der Durchschneidung der Cerebropedalcommissur wird freilich ihr zum Cerebralganglion verlaufender Nerv, so viel mir bekannt, mit durchschnitten. War dies ein- oder beiderseitig geschehen, so konnte ich beim Schwimmen des Tieres nie eine Störung des Gleichgewichtes beobachten, oder auch nur eine

solche, die nicht durch die Ausschaltung der übrigen Sinnesorgane erklärt wäre.

Einflufs des Cerebralganglions auf die Locomotion im speciellen.

1. Beobachtungen an Tieren mit totaler Exstirpation.

Bei vier, allerdings besonders gut operierten Tieren, nämlich Tier II und V der ersten und Tier III und IV der zweiten Rubrik, erhielt ich eine ganz unerwartete Erscheinung: Schon kurze Zeit nach der Operation fingen an erst schwache, dann zunehmende Wellenbewegungen über die Flügel zu laufen, und gleichzeitig war zu sehen, dafs das Tier ganz langsam vorwärts kroch, schliefslich, etwa eine Woche vor dem Tode, erreichte die Bewegung ihr Maximum, es trat ein heftiger, dabei streng regelmäfsiger Flügelschlag ein, der das Tier eilig durch das Becken trieb. Legte man die Aplysia auf den Rücken, so beobachtete man starke Wellen des Fufses, die gleichmäfsig von vorn nach hinten über den Fufs liefen. Ich habe nun diese eben angegebenen Tiere, sowie alle übrigen derselben Rubriken, mit denen wir uns gleich zu beschäftigen haben werden, ich habe, sage ich, alle diese Tiere so oft und so eingehend beobachtet, wie nur möglich: Wenn ich von Fällen absehe, die durch äufsere Störungen bedingt werden, so kann ich sagen, ich habe niemals gesehen, dafs das Tier die geschilderte Bewegung inhibierte; wenn diejenige des Fufses momentan reduziert wurde, so steigerte sich die der Flügel und umgekehrt. Erst der Tod machte der Erscheinung ein Ende. Bei Tier II der ersten Rubrik dauerten die heftigen Flügelbewegungen länger als eine Woche. In dieser Zeit nahm es beträchtlich an Volumen ab, so dafs es bei Eintritt des Todes nicht mehr halb so grofs war als vordem. (Ein Tier ohne Cerebralganglion kann nicht mehr fressen.) Um es noch einmal hervorzuheben: alle diese Bewegungen waren durchaus regelmäfsig, wellenförmig und traten nie lokal auf.

Als ich einmal bei den vier angegebenen Tieren auf die Erscheinung aufmerksam geworden war, fand ich auch bei den

andern, in gleicher Weise operierten, schwache Wellen, die im Grunde genommen nach denselben Gesetzen wie bei jenen über die Flügel liefen; doch war der quantitative Unterschied recht auffällig. Wenn es also Gesetz ist, dafs nach Verlust des Cerebralganglions eine ausgesprochene, spontan nicht inhibierbare Bewegung eintritt, warum war sie bei einigen, sogar den meisten Tieren, nur angedeutet?

»Shockwirkung« — ja, wenn wir uns aber mit diesem Worte allein begnügen wollen, dann wird es bald ein Schlagwort werden, geeignet, den Forscher über Schwierigkeiten wegzutäuschen, — und viel Irrtum in die Wissenschaft zu bringen. Wie könnte also der Schock den Eintritt der Bewegung hindern? Augenscheinlich durch die von ihm hervorgerufene Kontraktion; hierzu kommt noch die unmittelbare Folge des Eingriffes. Ich sage augenscheinlich, denn es ist leicht zu sehen, dafs Tiere, die die betreffende Bewegung nur andeutungsweise zeigen, auch im Zustande einer höheren Kontraktion sich befinden als die andern. Eine Untersuchung nun, **wie** der gesteigerte Tonus die Bewegung hemmt, gehört in den theoretischen Teil, hier liegt es uns ob nachzuweisen, **dafs** er es thut. Zu dem Zwecke habe ich bei allen in Frage kommenden Tieren den Tonus der Muskulatur durch Injektion einer schwachen Dosis Cocaïn herabgesetzt und der Erfolg war ein frappanter. War das Quantum des Giftes das richtige — 0,5 ccm einer 2proc. Lösung —, so setzten im Augenblicke, wo ich das Tier ins Wasser brachte, ungemein kräftige wellenförmige Bewegungen des Fufses und der Flügel ein, die nicht spontan inhibiert werden konnten, und erst nach der gewöhnlichen Dauer der Cocaïnwirkung dem ursprünglichen Zustande der Ruhe und der Kontraktion wieder Platz machten. War die Cocaïndosis zu grofs, so erschlaffte das Tier zunächst total, nach einiger Zeit begannen die Bewegungen, erreichten einen Höhepunkt, um allmählich — nach $^1/_2$ Stunde etwa — zu verschwinden.

Wenn wir auf dieselbe Weise ein ganz normales Tier behandeln, so treten auch Bewegungen ein, doch sind sie inhibierbar und werden oft genug inhibeirt. Nebenbei sind sie auch

schwächer als beim operierten Tiere. Kurz, wir können sagen: Ist der Tonus in der Muskulatur nur gering genug, so veranlafst das Fehlen des Cerebralganglions, solange das Pedalganglion noch vorhanden ist, eine ständige, nicht spontan zu inhibierende, regelmäfsig-wellenförmige Bewegung der Lokomotionswerkzeuge.

Wir dürfen uns freilich nicht verhehlen, dafs ein absolut sicherer Beweis dafür, dafs jede spontane Inhibition der Bewegung ausgeschlossen ist, schlechterdings nicht erbracht werden kann. Es mufs uns eben die hohe Zahl der Beobachtungen, sowie die lange Dauer derselben genügen.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dafs der Grund für den verschiedenen Grad der Shockwirkung vor allem in der mehr oder weniger glücklich gelungenen Operation liegt. In der That war diese bei Tier II Rubrik A 2. B besonders gut ausgeführt worden.

2. Für diese an den beiderseitig operierten Tieren gewonnenen Resultate erhalten wir wieder die Bestätigung an den einseitig operierten.

Ohne Ausnahme zeigten diese Tiere eine kreisende Bewegung um die **normale** Seite. In der ganzen ersten Zeit nach der Operation, wenn das Tier infolge des Shocks noch keinerlei spontane Bewegung zeigt, dann später, unter Umständen, unter denen sich ein normales Tier gar nicht bewegt, sehen wir unser Objekt stets und ständig mit sehr verschiedener Geschwindigkeit sich um die normale Seite drehen, was so viel heifsen will als: die vom Cerebralganglion getrennte Fufsseite bewegt sich stärker als die normale, oder aber wahrscheinlicher, sie bewegt sich überhaupt, wenn die andere stillsteht. Ich habe diese Beobachtung bei allen Tieren wochenlang und ständig machen können, so dafs kein Zweifel über die Gesetzmäfsigkeit der Erscheinung herrschen kann.

Wenn nun das Tier infolge der Heilung lebhafter wird, zu einer Zeit, wo man recht deutlich schon Wellen über den unnormalen Flügel laufen sehen kann, verwischt sich nicht selten

beim Fufse das beschriebene Bild etwas durch die spontane Bewegung der normalen Seite. Ja, wenn diese sich ganz schnell, nach Art eines Spanners bewegt, so beschreibt das Tier eine Kurve um die unnormale Seite, da diese jener grofsen spontanen Bewegungen eben unfähig ist.

Die bereits eben erwähnten Wellen, die über den Flügel der operierten Seite verlaufen, sind fast immer schwach. Ein Grund hierfür mag wohl die ständige Berührung mit dem andern ruhigen Flügel sein; in der That liegt dieser auch oft über jenem. Nur bei einem Tiere habe ich geraume Zeitlang ein kräftiges Schlagen des unnormalen Flügels gesehen.

Also: das Cerebralganglion hat auf die von den Pedalganglien ausgehende allgemeine Grund- oder Normalbewegung einen meist hemmenden, gelegentlich aber auch steigernden Einflufs. Nur das Cerebralganglion vermag dieselbe zu inhibieren und überhaupt das zu erwirken, was wir spontane Bewegung nennen mufsten. Dafs die Pedalganglien wirklich die Centren jener automatischen Grundbewegung sind, geht daraus hervor, dafs nach Exstirpation derselben, jede Möglichkeit einer Bewegung aufhört.

Aus dem Gesagten ergibt sich folgendes Schema:

1. Ist das Cerebralganglion vorhanden, so kann jede Bewegung ausgeführt werden,
2. ist nur das Pedalganglion vorhanden, dann nur die automatische, nicht zu inhibierende Normalbewegung,
3. ist keines von beiden Ganglien vorhanden, so kann keinerlei Bewegung ausgeführt werden.

Es bleibt uns nunmehr die Aufgabe, diejenigen Versuche zu besprechen, die einiges Licht bringen können über die Art und Weise, wie die Ganglien ihre soeben definierten Hauptfunktionen verrichten:

Wir reizen die vom Cerebralganglion abgetrennte Cerebropedalcommissur, oder das Pedalganglion selber mit schwachem Strom. Sofort treten unsere genugsam beschriebenen Wellen auf. Es scheint nun, dafs ein stärkerer Strom notwendig ist, Flügelschlag zu erzeugen, als den Fufs in Bewegung zu setzen.

Es scheint, sage ich, denn die Versuche am cocaïnisierten, aufgeschnittenen Tier, an der Luft vorgenommen — freilich an sich unzweideutig — lassen doch keinen sicheren Schlufs auf solche quantitativen Verhältnisse unter normalen Bedingungen zu.

Wendet man bei diesen Reizversuchen zu starke Ströme an, so tritt eine allgemeine Kontraktion ein, vielleicht hier und da von einem konvulsiven Flügelschlag unterbrochen.

Reizen wir die vom Pedalganglion getrennten Nerven, so erhalten wir stets **einfache** heftige **Kontraktion.**

Endlich möchte ich noch einige Resultate anführen, die die Intrapedalcommissur betreffen.

Reizen wir eines der beiden Pedalganglien elektrisch, so beginnen beide Flügel zu schlagen, derjenige der gereizten Seite am stärksten; der andere inhibiert seine Bewegung sofort, wenn wir die Intrapedalcommissur durchschneiden. Beide Versuche müssen natürlich mit schwachen Strömen angestellt werden, da sonst Stromschleifen entstehen, die die Erscheinung verwischen.

Einem Tier, dem die Intrapedalcommissur auf operativem Wege durchschnitten ist, und welches man mit einem Korke am Schwimmen erhält und dadurch zum Gebrauche der Flügel zwingt, fehlt die Coïncidenz in der Bewegung dieser Organe. Also z. B. schlägt der rechte Flügel nach aufsen, so schlägt der linke etwa nach innen oder befindet sich aufsen auf dem Umkehrpunkte; kurz, die Wellen der beiden sind so gut wie nie in derselben Phase; so bewegt sich denn das Tier nicht mehr gradlinig vorwärts, sondern zickzackförmig und ruckweise.

Es scheint, dafs der Intrapedalcommissur noch eine andere Funktion zukommen kann. Tier II der Rubrik C, (linke Cerebropedalcommissur durchschnitten), am 14. Oktober operiert, wurde am 4. November auf die beschriebene, sonst deutlich an ihm beobachteten Erscheinungen hin untersucht, nachdem es mir aufgefallen war, dafs es sich eigentlich gar nicht mehr um die normale Seite drehte. Es stellte sich heraus, dafs die Erregbarkeit im unnormalen Flügel wieder normal schwach geworden, während Tier II der Rubrik D, dem schon am 25. September

die rechte Cerebropedalcommissur und die Intrapedalcommissur durchschnitten war, noch seine alten Anomalien zeigte. Durchschneidung der Intrapedalcommissur bei erstgenanntem Tiere brachte dieselben auch bei ihm wieder zum Vorschein. Ich habe die Sache verfolgt, nie aber wieder ein Tier gehabt, bei dem Regeneration irgend welcher Funktionen eingetreten wäre. Der eine Versuch beweist natürlich nichts, umsomehr, als man sich das Verschwinden und Wiederauftreten der Kreisbewegungen auch noch auf andere Weise erklären kann. Das Tier kann sich nach der Operation so erholt haben, dafs die normale Seite des Fufses spontan mit der unnormalen Schritt hält. Die erneuerte Operation vernichtet wieder die spontane Bewegung. Die verlorene, und durch die Operation wieder gewonnene Reizbarkeit allerdings weist scharf auf ein vicariierendes Eintreten der Intrapedalcommissur für die durchschnittene Cerebropedalcommissur hin.

B. Theoretischer Teil.

Wie es im vorigen Abschnitt mein Bestreben war, die gefundenen Thatsachen in der Art wieder zu geben, wie sie sich mir dargestellt hatten, so will ich nun versuchen, dieselben ordnend, sie in ein möglichst wahrscheinliches Abhängigkeitsverhältnis zu bringen. Ehe wir jedoch an diese Aufgabe gehen, haben wir die Pflicht, dessen zu gedenken, was auf dem von uns bearbeiteten Gebiete bereits geleistet worden ist. Bei keiner Arbeit habe ich diese Pflicht mehr empfunden, als bei der von J. Steiner (6). Es mutet schon eigetümlich an, wenn man sieht, dafs in einem relativ dünnen Büchlein »die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese« aller Wirbellosen abgehandelt wird, zumal ein grofser Teil des Inhaltes dem morphologischen Teil der Arbeit gewidmet ist. Nun, wie zu erwarten, sind auch die Beobachtungen so oberflächlich, dafs ich sie nur einzeln aufzuzählen brauche, um ihre Qualität zu zeigen: Die Versuche sind freilich nicht an Aplysia sondern an Cymbulia und Pterotrachea gemacht, sind aber dann an Aplysia »bestätigt.« Wie sie bestätigt sind, sehen wir gleich; es genügt, dafs sie von seiten des Verfassers selbst als für unser Objekt gültig in

Anspruch genommen werden. Seine Thesen lauten: I. Entfernung des Dorsalganglions führt keinerlei Störung in der Locomotion herbei. II. Einseitige Zerstörung des »Dorsalganglions« bleibt ohne Wirkung. III. Entfernung des Pedalganglions gibt Lähmung der betreffenden Seite und nur dadurch Zwangsbewegungen. (Weiter finden wir darüber nichts angegeben.) Er schliefst daraus, dafs das Pedalganglion das einzige Bewegungscentrum ist. Um nun an und für sich die grofse Unwahrscheinlichkeit wenigstens der Bestätigung für Aplysia darzuthun, mag es genügen anzugeben, dafs Verfasser A. depilans benutzt, ein Tier, welches keinerlei Eingriffe länger als etwa 24 Stunden aushält, während deren es übrigens nur als ein formloser, stark kontrahierter Klumpen erscheint. Verfasser geht auch mit wenigen Worten über den Vesuch hinweg und beschreibt nicht etwa die Methode. Ich persönlich glaubte nicht an einen prinzipiellen Unterschied der in Frage kommenden Erscheinungen bei unserm Objekte und Pterotrachea und Cymbulia; wie dem aber auch sei, die Angaben werden auch für Aplysia gemacht und für Aplysia sind sie falsch! Wir könnten nun, nachdem wir dies haben feststellen müssen, ruhig den auf diesen falschen Befunden aufgebauten theoretischen Teil übergehen, allein es scheint mir angebracht auf einige Fehler einzugehen, die gegen das Prinzip einer vergleichenden — oder zoologischen Physiologie verstofsen: Da sehen wir zuerst § 113: wir haben »im Anschlufs an unsere obigen Bemerkungen nichts weiter zu thun, als unsere Definition des Wirbeltiergehirns auf die Wirbellosen zu übertragen: wo diese Definition befriedigt werden wird, dort haben wir ein Gehirn; wo sie ausfällt, dort fehlt auch ein Gehirn.« — Darauf folgt eine solche Definition, die Verfasser einem älteren, auch von ihm stammenden Werke (über Fische) entnimmt, und auf Grund deren er den Schnecken, also auch der Aplysia ein Gehirn abspricht. Nach ihm ist das Dorsalganglion ein reines Sinnescentrum, das Pedalganglion dagegen, der Locomotion gegenüber das einzige Centrum. Wie gesagt, wir sehen von den falschen Thatsachen jetzt ab; aufs schärfste rügen mufs ich den Versuch eines Vergleiches der Verhältnisse bei niederen

Tieren mit den bekannten bei höheren. Abgesehen von den Gefahren dieses Vorgehens, denen der Verfasser selbst zum Opfer gefallen ist, — denn nur durch Voreingenommenheit in diesem Sinne kann ich mir die Beobachtungsfehler erklären — abgesehen von diesen Gefahren, sage ich, widerspricht es auch durchaus dem Zwecke einer vergleichenden Physiologie: Wir wollen ein möglichst vollständiges Thatsachenmaterial auf dem Gebiete der Physiologie aller Tiere, vielleicht sogar aller Lebewesen sammeln, weil nur mit Hilfe eines solchen die allgemeinen Prinzipien, die die Funktionen der organischen Welt beherrschen, erkennbar sein werden. Denn, wie darf man wagen, von der Gesetzmäfsigkeit einer Erscheinung zu sprechen, ehe man dieselbe in allen möglichen Fällen untersucht hat? Und auf die Ergründung der Gesetze kommt es doch an. Wir wollen ferner bei niederen Tieren, wo die Verhältnisse einfacher liegen, wo die Organisation dem Experiment weniger Schwierigkeiten bietet, Gesichtspunkte gewinnen, die uns eine wichtige, ja prinzipiell wichtige Richtschnur bieten werden bei der graduell vergleichenden Erforschung der Verhältnisse in der ganzen Tierreihe. Kurz, ich bin entschieden der Ansicht, dafs unsere Aufgabe gerade die entgegengesetzte derjenigen ist, die sich Steiner stellt; denn an Stelle der zum Erforschen von Einzelthatsachen notwendigen Objektivität, der Grundbedingung solcher Arbeit, zwingt sich Steiner zur gröfstmöglichen Voreingenommenheit. Den Weg der Vergleichung durchläuft er — wenn auch im experimentellen Teil nicht formal — in der umgekehrten Richtung, da er eben von den, bei höheren Wirbeltieren gewonnenen Thatsachen ausgeht. Fast den ganzen theoretischen Teil dürfte man in einer vergleichend physiologischen Arbeit nicht antreffen, selbst dann nicht, wenn sie auf richtigen Beobachtungen basierte. Denn auf Schritt und Tritt finden wir, dafs der Verfasser die Natur in willkürlich von ihm erfundene Schemata zwängen will, oder in solche, die den bei Wirbeltieren gefundenen Thatsachen entlehnt sind. Ein weiteres Beispiel: »Zur Aufsuchung des allgemeinen Bewegungscentrums führt, wie ich angegeben habe, ein sehr einfacher Weg: wir durchschneiden die zu untersuchende

Nervenabteilung einseitig, und beobachten, ob das Tier danach echte Zwangsbewegungen macht . . . .« Die »echten Zwangsbewegungen« nun finden wir in einem eigens dazu bestimmten Abschnitte so genau definiert, dafs kein Zweifel über die Starrheit dieses Steiner'schen Begriffes herrschen kann. Das Resultat ist denn auch, dafs Verhältnisse, die sich nicht in die vorgeschriebene Form bringen lassen, übersehen oder vernachläfsigt werden, und wenn wir Auskunft für unsere Aplysia etwa fordern, so erfahren wir nicht wie deren Centralnervensystem funktionirt, sondern, wie es hätte funktionieren müssen, um sich in ein anthropomorphes Schema einfügen zu lassen. Ich schenke mir weitere Citate, denn ich halte den Standpunkt Steiners für genügend dargethan, und auch die Kritik darüber scheint mir klar zu sein.

Einer Bestätigung der experimentell an höheren Tieren gefundenen Thatsachen bedarf es nicht, sondern einer principiellen Erklärung derselben, und dazu ist wahrhaftig der von Steiner eingeschlagene Weg der falscheste.

Mit der Frage der Nomenklatur beschäftigen wir uns später. Richtig angegeben ist — das sei bemerkt —, dafs die nervösen Bahnen ungekreuzt verlaufen, eine der wenigen Thatsachen, die sich eben auf den ersten Blick feststellen lassen, auch die Vermutung Steiners, dafs ein von ihm so genannter »Körpergefühlssinn« den wichtigsten Faktor zur Aufrechterhaltung des »Gleichgewichtes der Lage« bildet, stimmt im wesentlichen mit meinen Beobachtungen überein. Über das »Gleichgewicht der Bewegung« habe ich zu wenig Untersuchungen gemacht und kann nicht darüber urteilen. Loeb (7) benutzt in seinem Abschnitt über Mollusken ganz und gar die Steinerschen Angaben und macht nur einige wenige kritische Bemerkungen. U. a. »Steiner schliefst: Also, das Pedalganglion allein hat Herrschaft über die gesamte Locomotion des Tieres. — Ein derartiger anthropomorpher Schlufs«, sagt nun Loeb, »geht allerdings viel zu weit. Wir haben nur das Recht, aus dieser Beobachtung zu schliefsen, dafs die protoplasmatischen Verbindungsfasern zwischen Haut und Fufsmuskel des Tieres durch das

Ganglion ziehen.« Nun, ich habe diese Bemerkung der Genauigkeit halber wiedergegeben, auf sie eingehen will ich nicht, denn erstens hat uns die Steinersche Arbeit schon Zeit genug gekostet, und dann handelt es sich nicht um die Kritik eines Nachuntersuchers.

Da wir uns nunmehr zur Arbeit von Bottazzi (8) wenden, kommt damit die Gelegenheit über die Nomenklatur der Ganglien zu sprechen. Bottazzi sagt: »Non si comprende perchè i gangli periesofagali dorsali siano stati chiamati cerebrali o cerebroidi, poichè essi innervano la parte anteriore e dorsale del corpo, i tentacoli . . .« Bleiben wir erst einmal dabei. Nun, ich mufs sagen, ich verstehe nicht, wie man über die Bedeutung des genannten Ganglions urteilen kann, ohne sie zu kennen! Ich glaube dargethan zu haben, dafs das »Dorsalganglion« sehr wohl eine centrale Stellung, wenigstens für alle von mir untersuchten Funktionen einnimmt; das Centrum für die Sinnesorgane ist es bekanntlich auch. Von einer Innervation der Muskeln des Vorderkörpers ist keine Rede! Kurz, warum sollen wir das Ganglion nicht Gehirnganglion nennen? Ja, es gibt Einwände, etwa den, dafs wir mit dieser Nomenklatur vielleicht gerade den bekämpften Standpunkt des Anthropomorphismus auf einer andern Seite unterstützen; wir könnten den Namen »Centralganglion« empfehlen oder den bereits vorgeschlagenen »Cerebroïdganglion«, Namen, die recht wohl die wahre Funktion des Ganglions kennzeichnen; — allein, warum um so geringfügiger Einwände willen eine tief eingewurzelte Nomenklatur umstofsen, die doch recht wohl, an sich genommen, das Richtige trifft. Wenn wir in der vergleichenden Anatomie das Recht haben, von einem Fufs der Schnecke, von einem Herzen der Anneliden etwa zu sprechen, dann dürfen wir auch unser Ganglion Cerebralganglion nennen, und ich habe es durchweg gethan.

Bottazzi fährt fort: »(Non si comprende perchè) i (gangli periesofagei) ventrali siano stati detti pedali, mentre innervano, oltre il piede, anche il mantello!« Er nennt diese Ganglien also »Gangli ventrali«. In dieser letzten Argumentierung hat er Recht; aber es wundert mich, dafs er als Physiologe einen Namen

vorschlägt, dessen Bedeutung keinerlei Beziehung zur Funktion hat. Wir könnten etwa von einem Muskelganglion sprechen, doch, da die Muskulatur gröfstenteils in Fufs und Parapodien enthalten ist, so liegt auch hier kein Grund vor, der schwerwiegend genug wäre, eine eingebürgerte Nomenklatur zu ändern.

Im übrigen beschäftigt sich ja Bottazzi's Arbeit nicht näher mit den uns interessierenden Fragen. Nur zum Schlufs der Abhandlung über Aplysia, bringt er einige Versuche, die wohl Wichtigkeit für uns hätten, wären sie nur sorgfältig genug angestellt. Es fällt mir schon recht peinlich auf, dafs der Verfasser Methoden, die er in meinem Zimmer oft hat sehen können, und aus denen ich kein Geheimnis ihm gegenüber gemacht habe, schlechtweg als die seinen angibt. Ich kann im übrigen keine seiner Angaben bestätigen. Was zunächst die genannten Methoden betrifft, so handelt es sich um das Aufhängen der Tiere an Haken und das Vergiften mit Cocaïn. Trotzdem gibt der Verfasser selber an, dafs die Tiere nur 3—5 Tage lebten (er hält dies offenbar schon für hinreichend), d. h. eine Zeit, die kaum bei den best operierten, und dann länger lebenden Tieren ausreicht, beweisende Erscheinungen zu zeigen. Er findet denn auch die wunderbare Thatsache, dafs, welches von den Ganglien des Schlundringes man auch entfernt, immer Lähmung der betreffenden Seite die Folge ist. Ich will übrigens die Stelle citieren: »La distruzione di ciascuno dei gangli periesofagei *dorsali* e ventrali, produce la paralisi della parte corrispondente omolaterale della muscolatura del corpo.« Dann findet der Verfasser, es bestehe eine grofse Unabhängigkeit zwischen den Centren. Wenn die Tiere die Operation nicht lange genug überleben, um die hohe Abhängigkeit, die zwischen den Ganglien herrscht, zu zeigen, dann ist das doch nicht die Schuld der Tiere, sondern die des Experimentators!

Die Monographie von Mazzarelli (1) enthält zwar einen Abschnitt über Physiologie der Aplysien, doch darin nichts, was uns interessieren könnte.

Was Schönlein (4) (5) gefunden hat, wurde schon angegeben.

Graber(9) findet, dafs »gegen alle Erwartung unempfindlich sich . . . Aplysia leporina L. erwies . . . letztere blieb völlig indifferent allen angewandten Reizstoffen gegenüber.« Ich gebe dies an zur Bestätigung des von mir über Anwendung von Reizmitteln, zur Erzielung zweckmäfsiger Bewegungen Gefundenen.

Vielleicht gehört hierhin auch eine Arbeit von A. Fleischmann (10), in der die Ausdehnung des Fufses der Lamellibranchiaten durch Wasser erklärt wird, welches aus einem besondern muskulösen Reservoir im Mantelgewebe in den erschlaffenden Fufs eingepreſst wird. Nun, das ist ja eigentlich etwas ganz anderes, als alles das, was wir für Aplysia fanden.

Von Simroth (3) liegt eine Arbeit vor, die uns lange aufhalten müfste, läge sie nicht zum Teil aufserhalb des Rahmens der unsrigen. Er beschäftigt sich besonders eingehend mit der Mechanik der Locomotion bei Landnacktschnecken, die ja wesentlich verschieden sein kann von der bei Aplysia. So will ich denn nur auf die Hauptpunkte eingehen: ich finde richtig, dafs Simroth die wellenförmige Bewegung des Fufses als automatisch bezeichnet. Eine Erörterung, ob sie vom Willen abhängt oder nicht, dürfte nicht in eine physiologische Arbeit gehören; denn wer sagt dem Verfasser, dafs, abhängig vom Cerebralganglion gleichbedeutend sei mit abhängig vom Willen? Der Verfasser ist der Meinung, dafs die Wellenbewegungen unabhängig vom ganzen Schlundring, mithin auch von den Pedalganglien sind, und das ist durchaus unrichtig.

Für seine Theorie der extensilen Muskeln habe ich Erfahrungsthatsachen setzen können, ein Umstand, der es mir wohl erlaubt, auf die Theorie selber nicht einzugehen. Ich will nur angeben, dafs ich auf Schnitten durch den Fufs von Limax recht wohl jene gespannten Blasen gesehen habe, die ich in Figur 3 abbilde. Interessant ist es, dafs der Verfasser so zu sagen ahnt, dafs es keine Hemmungsnerven, sondern »negative Erregung« gibt, doch er ahnt es nur.

Übrigens werde ich selber erst weiter unten diesen Punkt berühren. Er findet auch, dafs der Fufs Blut enthalten mufs,

um die automatische Bewegung machen zu können; doch schreibt er dem Blut eigentlich nur trophische Bedeutung zu.

Was für uns das Wichtigste ist, wie schon früher bemerkt: er beschreibt auch ein Nerven-Muskelsystem im Mantel seiner Tiere und nennt den nervösen Teil desselben »ein Mittelding zwischen einem eigentlichen Sympathikus und den Hirnnerven.«

Aufser den besprochenen Arbeiten, die irgendwie in den Rahmen unserer Untersuchung passen, gebe ich im Litteraturverzeichnis einige Publikationen an, die mir nur indirekt gedient haben.

Eine Arbeit von v. Uexküll ([11]) liegt in ihrem speziellen Thema zu weit von der unseren ab, als dafs wir sie in der Art wie die vorstehenden besprechen könnten. Dafs sie für uns weit wichtiger ist als jene, wird aus den nun folgenden Erörterungen hervorgehen, in deren Laufe wir uns oft mit ihr zu beschäftigen haben.

a) Die quantitativen Funktionen der Ganglien.

Wir haben von zwei Fundamentalthatsachen auszugehen:

I. Muskelpartien, die nicht mehr mit dem Pedalganglion in Verbindung stehen, sind stets tonisch kontrahiert; und

II. Muskelpartien, die nicht mehr mit dem Cerebralganglion, wohl aber mit dem Pedalganglion in Verbindung stehen, befinden sich im dauernden Zustand einer Bewegung, die nicht inhibiert werden kann.

1. Es befindet sich also die Muskulatur des Mantelsystems, dieses an sich genommen, in einem aktiven Zustande, aktiv, weil die sich kontrahierenden Muskeln dem Wasserdrucke standhalten müssen.

Wenn dem so ist, so bedeutet es, dafs das Nämliche für das ganze Mantelsystem, wie ich es nannte, gilt. Ferner wissen wir, die Verbindung dieses Systems mit dem Pedalganglion hat in erster Linie zur Folge, dafs der aktive Zustand in diesem System

herabgesetzt wird, wenn ich so sagen darf; d. h., dafs die Differenz zwischen diesem und dem Zustande der Ruhe verringert wird; darüber herrscht wohl kein Zweifel. Die Frage lautet nun: in welcher Weise geschieht dieses Herabsetzen? Wir könnten zunächst an Verhältnisse denken, wie sie beim N. vagus in Bezug auf das Herz vorliegen; also es könnte vom Pedalganglion ein Reiz ausgehen, der hemmend auf den Zustand des Mantelsystems wirkt. Wenn ich nun aber einen beliebigen Nerven vom Pedalganglion abtrenne und elektrisch mit ganz beliebigen Strömen *) reize, so erhalte ich, im Gegensatz zum Ergebnis beim analogen Versuche beim Vagus und dem Herzen stets eine einfache Kontraktion bestimmter Muskelpartien. So viel ist klar, dafs ein centrifugaler Reiz, der etwa vom Pedalganglion ausgehen könnte, gleichgültig von welcher Stärke (darum habe ich die Steigerung des Stromes so allmählich vorgenommen) nie und nimmermehr den aktiven Zustand im Mantelsystem verringern kann. Normalerweise setzt das Pedalganglion jenen Zustand herab; wenn also in den einzelnen Nervenstämmen Hemmungs- und Reiznervenfasern verliefen, so müfsten die Hemmungsnerven auch am stärksten vertreten sein, eine allgemeine Reizung des Stammes, also eine Ausdehnung hervorrufen. Da also eine vom Ganglion zur Muskulatur gehende Wirkung den aktiven Zustand immer mehr erhöht, so bleibt uns nichts übrig, als einer centripetalen, einer Art Saugwirkung des Pedalganglions die Erscheinung zuzuschreiben. Ich werde dies noch weiter belegen können. Sehen wir jetzt

2. das Verhältnis zwischen Cerebral- und Pedalganglion an: »Thatsache II« lehrt uns, dafs das System zweiter Ordnung, nämlich Mantelsystem und Pedalganglion, allein in einem ständig aktiven Zustande sich befindet, der sich durch rythmische Wellenbewegung äufsert. Diese Bewegung wird vom Pedalganglion bedingt, und da sie ständig bedingt wird, so können wir sagen:

*) Verwendet wurden Ströme von 0 bis zum Vollstrom des Induktionsapparates, wobei der Strom 0 dadurch erzielt wurde, dafs ich die Sekundärspule senkrecht zur primären stellte, die Steigerung aber dadurch, dafs ich den Winkel verkleinerte, später die Spulen übereinander schob.

es befindet sich das Pedalganglion in ständig aktivem Zustand, der in den Locomotionswerkzeugen die beschriebenen Bewegungen verursacht, falls es mit ihnen verbunden ist. Wir wissen, dafs das normale Tier, d. h. das Tier, bei dem das System zweiter Ordnung noch mit dem Cerebralganglion in Verbindung steht, die Wellenbewegung inhibieren kann, und dieses sogar meistens thut. Es kommt also fürs erste dem Cerebralganglion die Wirkung zu, den aktiven Zustand des Pedalganglions herabzusetzen, d. h. den Zustand desselben dem Ruhezustand zu nähern. Und legen wir uns wieder die Frage vor, auf welche Weise das Cerebralganglion dieses thut, so finden wir, dafs es durch einen cerebrofugalen Reiz nicht geschehen kann; denn, wenn ich die einzige Verbindung zwischen Cerebralganglion und dem System zweiter Ordnung, die Cerebropedalcommissur errege, so erhalte ich bei Anwendung normaler Ströme starke rythmische Wellenbewegung der Locomotionswerkzeuge, niemals aber, wie ich auch reize, die Inhibition einer vorher vorhandenen Bewegung. Aus denselben Gründen wie eben ist auch hier die Erklärung der Erscheinung durch gemischten Fasernverlauf und ungleiche Verteilung vom Hemmungs- und Reiznerven unzulässig. Kurz, wir müssen auch hier bildlich von einer saugenden Wirung des Cerebralganglions sprechen. Wir haben also in beiden Fällen gefunden, dafs das übergeordnete Ganglion auf das unterstellte System in der Weise wirkt, dafs es für gewöhnlich den normalen aktiven Zustand herabsetzt, in der Art, wie etwa ein ungeladener Konduktor mit einem geladenen in leitende Verbindung gebracht, in diesem die Spannung herabsetzt. Diese Spannung, diesen aktiven Zustand habe ich nicht anders als »Tonus« nennen können, auch wenn es sich um den Zustand eines Ganglions allein handelte, weil ich die Beziehungen erkannte, welche zwischen diesem und dem eigentlichen sogenannten Muskeltonus bestehen. Soweit war ich mit Bezug auf diese Fundamentalverhältnisse gekommen, als in ich Gestalt von Korrekturbogen die genannte Arbeit von Uexküll in die Hand bekam, gleichzeitig auch Gelegenheit hatte, persönlich mit dem Verfasser Gedanken und Ansichten auszutauschen. Ich sage ausdrücklich,

dafs ich vorher, unabhängig von Uexküll zu obigem Resultat gekommen war; denn ich bin der Ansicht, dafs wenn zwei Menschen an verschiedenen Objekten, auf verschiedenem Wege, unabhängig voneinander zu analogen Resultaten gelangen, diese dadurch eine besondere Bekräftigung erfahren. —

Vergleiche ich die Definition des Begriffes »Tonus« wie Uexküll (S. 79) sie gibt, so finde ich, dafs genannter Autor das deutlich ausdrückt, was mir nur im Begriff klar war. Denn während mein Vergleich mit den Konduktoren eben nur jenes Prinzip anschaulich macht, so können wir an Uexkülls unterheizten Metallstäben (S. 95) uns den ganzen Vorgang vergegenwärtigen. Wir müssen freilich das Bild für das subordinierte, nicht wie beim Seeigel koordinierte Nervensystem unseres Tieres umformen. Doch zuerst wollen wir einige neue Erscheinungen kennen lernen, dann aber auch auf andere zurückkommen. Wenn es wahr ist, dafs das Pedalganglion, sobald in ihm geringer Tonus herrscht, aus dem Mantelsystem bis zum Ausgleiche den überschüssigen Tonus anzieht, so mufs derselbe auch im Muskel fallen, wenn ich ihn im Ganglion künstlich herabsetze. Um dies im Muskel zu bewirken, gibt es ein Mittel im Cocaïn. In der Hoffnung, dafs dieses im gleichen Sinne auch aufs Ganglion wirkt, verfuhr ich nach einigen Fehlversuchen so: Ich präparierte das Ganglion so frei, dafs es noch durch alle Nerven mit dem Mantel kommunizierend, doch etwas abgehoben und in ein Glasgefäfschen gebracht werden konnte. Nun wurde gewartet, bis der Flügel sich beruhigte, und dann mit einer Pipette tropfenweise 1 proc. Cocaïnlösung auf das Ganglion gebracht. Ziemlich unmittelbar nach Berührung von Tropfen und Ganglion fand im zugehörigen, geringen Tonus besitzenden Flügel eine nicht sehr umfangreiche Ausdehnung statt. Nach etwa fünf Minuten erst trat die oben beschriebene (S. 23) Kontraktion ein. Es wurde natürlich besondere Sorgfalt darauf verwendet, dafs die Lösung nur in das Gefäfs kam, und dafs das gelungen, zeigt eben die später eintretende Kontraktion. In Zahlen ausgedrückt, dehnte sich der Flügel aus um: 0,65 cm, 0,35 cm, 0,4 cm, 0,5 bis 0,55 cm. Ein noch instruktiverer Versuch ist folgender: Ich habe ein Tier

in der Sagittalebene so zerlegt, dafs die beiden Teile nur noch durch das unverletzte Nervensystem kommunizierten; dann wurde das Tier in eine Schale gelegt und die Flügel beobachtet; dabei zeigten sich in ihnen starke rhythmische Bewegungen; nun wurde in die eine Hälfte eine grofse Dosis 2 proc. Cocaïnlösung injiciert, so dafs diese total erschlaffte; nicht lange und das rhythmische Spiel hörte auch in der andern Seite durchaus auf. Trennen wir nun beide Hälften völlig von einander, so zwar, dafs dem nicht cocaïnisierten Teile mindestens das Pedalganglion bleibt, zur Sicherheit natürlich auch das Cerebralganglion, so setzten sofort jene rhythmischen Bewegungen, stärker vielleicht als vorher ein, um erst mit der Entfernung des eigenen Pedalganglions sistiert zu werden.

Erinnern wir uns noch folgender Thatsachen: I. Wenig Cocaïn in den Mantel injiziert, steigert die Bewegung. II. Kontraktionen, die als Antwort auf eine Erregung eintreten, werden im Muskel, der vom Pedalganglion isoliert ist, viel länger beibehalten als im normalen. III. Hautreize rufen nach Exstirpation des Cerebralganglions viel ergiebigere Reaktionen hervor als in der Norm. IV. Entfernung irgend eines Ganglions des Schlundringes steigert den Tonus der Muskulatur. V. Cocaïn wirkt auf ein Tier ohne Cerebralganglion auffallend schneller als auf ein normales. (Bei einem Tier ohne Pedalganglion konnte der Versuch aus bekannten Gründen nicht gemacht werden.) An der Hand dieses Thatsachenmaterials sind wir nun in der Lage, ohne Gefahr in phantastische Hypothesen zu verfallen, uns mit Hilfe des Uexküllschen Bildes eine Vorstellung von der (quantitativen) Wechselwirkung zwischen Ganglien und Muskeln bei Aplysia zu machen.

Vorab müssen wir uns freilich unsere beiden Fundamentalerscheinungen getrennt betrachten, um sie erst im nächsten Abschnitt zu vereinen.

Das Bild ist bekanntlich folgendes: Wir vergleichen die Ganglien und ihre Verbindungen mit Eisenstäben, die durch Gasflämmchen unterheizt sind, und metallisch — wärmeleitend — kommunizieren. Die zugeführte Wärme entspricht dem Tonus.

Bei unserem Tiere sind drei solcher »Eisenstäbe« vorhanden; der erste stellt das Mantelsystem vor und ist stark unterheizt. (Ich erinnere an die starken tonischen Kontraktionen des ganglienlosen Tieres.)

Der zweite Stab — das Pedalganglion — ist sicherlich viel weniger unterheizt, denn er entzieht dem ersten fortwährend Wärme, wie genugsam dargethan. Steigern wir beim ersten Stab die Flammen momentan, so steigt die Temperatur in ihm, um sofort wieder durch Ausgleich mit dem zweiten zu sinken. Haben wir jedoch zwischen den beiden Stäben die Verbindung zerschnitten, so bleibt die erhöhte Temperatur im ersten erhalten, selbst noch nachdem die Flammen wieder klein gedreht worden sind. (Reaktionen des pedalganglienlosen Tieres.) Noch stärker wird die Ableitung, wenn — wie in der Norm — alle drei Stäbe miteinander verbunden sind; denn der dritte ist wieder bedeutend weniger unterheizt als der zweite. So finden wir den dritten besonders daran beteiligt, momentane Temperatursteigerungen in I sofort abzuleiten (»Reflexhemmende Wirkung des Cerebralganglions«). Drehen wir die Flammen des zweiten Stabes kleiner, so sinkt auch die Temperatur im ersten. (Cocaïnisierung des Pedalganglions.) Der Versuch mit beiden Hälften des Tieres, die nur durch das Nervensystem kommunizieren, bestätigt dies auch, zeigt ferner, dafs wir durch Abkühlung des ersten Stabes auch den zweiten und dritten abkühlen können, so dafs diese nun ihrerseits der andern Hälfte des ersten Stabes Wärme entziehen. Die spontanen Bewegungen des Tieres zeigen uns, dafs nicht Stab I allein unterheizt ist, und dafs nicht nur von ihm aus Wärme auf II und III übergeht.

Die hierher gehörigen Erscheinungen, die Bezug auf Fundamentalthatsache II haben, besprechen wir im nächsten Abschnitte.

Ich glaube das Bild ist so klar, dafs wir es nicht noch einmal zu übersetzen brauchen. Was den Unterschied zwischen den Seeigeln von Uexküll und unseren Aplysien betrifft, so beruht er hauptsächlich darin, dafs dort die Stäbe gleich (coordiniertes), hier ungleich geheizt sind (subordiniertes Nervensystem).

Davon hängt es auch ab, dafs das Tier von seinem Centrum aus spontan, sowohl allgemein, wie lokal Änderungen des Muskeltonus eintreten lassen kann, welche dann zu — häufig sogenannten — willkürlichen Bewegungen führen; und zwar werden diese sicherlich nur vom Cerebralganglion ausgelöst; davon zum Teil noch später. Ob Tonusausgleich innerhalb des Mantels stattfindet, kann nicht angegeben werden; jedenfalls würde es sich nur um verschwindend kleine Differenzen handeln: ein totaler Ausgleich findet nie statt.

Als bereits das Manuskript abgeschlossen war, wurde ich auf eine Arbeit von Goltz ([13]) aufmerksam gemacht, auf deren Inhalt wir noch mit einigen Worten eingehen müssen; ich gebe zunächst die uns hier interessierenden Resultate an: Goltz findet, dafs nach Zerstörung des ganzen Centralnervensystems, oder nach Durchschneidung der Vagusnerven (beim Frosch), die Bewegungen von Ösophagus und Magen bedeutend gesteigert erscheinen. Da nun bei elektrischer Reizung genannter Nerven auch stets Steigerung der Bewegung eintritt, so schliefst Verfasser, dafs er es nicht mit Hemmungserscheinungen, wie etwa beim Herzen zu thun habe, sondern mit einer »übermäfsig gesteigerten Erregbarkeit« (S. 628) der vom Centrum isolierten Speiseröhre nebst Magen — eine Erregbarkeit, die er auch durch den Induktionsapparat sichtbar macht. Kleine, nicht nachweisbare Reize, die in der Norm ohne Einflufs bleiben, sollen nunmehr genügen, die Bewegung zu verursachen. Verfasser kann die Erscheinung, die in ganz wunderbarer Weise mit unseren Resultaten übereinstimmt, nicht weiter erklären, und bezeichnet selbst den beruhigenden Einflufs des Centrums auf die betreffenden Organe als »rätselhafter Natur« (S. 639). Eine ausführliche Besprechung der Arbeit würde mich zwingen, einen grofsen Teil des im vorstehenden Abschnitte Gesagten zu wiederholen; nur das sei erwähnt: Verfasser glaubt — wie gesagt — die gesteigerte Erregbarkeit der Muskeln sei einzig und allein darauf zurückzuführen, dafs ein »beruhigender Einflufs« des Centrums beseitigt wird, und zwar so, dafs wenn das Centrum nur »erschüttert« (S. 638) wird, schon jene Erregbarkeit steigt. Nun, wenigstens nach den

Versuchen an unserem Objekte hat sich ja das Gegenteil gezeigt; so z. B.: brachten wir den Tonus im Ganglion zum Sinken, so sank er auch in den Muskeln erst wenn das Ganglion abstarb, stieg der Tonus im Mantelsystem ganz plötzlich. Wie gesagt, wir wollen, um Wiederholungen zu vermeiden, uns mit diesen wenigen Bemerkungen begnügen.

b) Die qualitativen Funktionen der Ganglien.

Die Fundamentalthatsache II hat uns bis jetzt nur als Bestätigung des Gesetzes vom Tonusausgleiche gedient; in diesem Abschnitte müssen wir ihr unsere besondere Aufmerksamkeit zuwenden. Wir wissen, das Pedalganglion hat zwei Hauptfunktionen: erstens den Tonus der Muskulatur zu regulieren und in Schranken zu halten, zweitens die Muskulatur in jene ständige Wellenbewegung zu versetzen, die nur das Cerebralganglion einhalten kann, und beide Funktionen mufs es stets — ist es von seinem übergeordneten Ganglion befreit — zugleich ausführen: stets Tonus einsaugen und rhythmischen Tonus abgeben. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dafs wir diese beiden Funktionen an getrennte Orte des Ganglions verlegen und so von einem regulatorischen und einem locomotorischen Centrum desselben sprechen müssen.

Was uns also jetzt interessiert ist das letztere, da wir das erstere bereits — so weit möglich — besprochen haben.

Reizen wir alle vom Pedalganglion ausgehenden Nerven, von diesem getrennt, gemeinsam, so erhalten wir nichts als Kontraktion. Reizen wir das Pedalganglion selbst, so erhalten wir Wellenbewegungen der Locomotionsorgane. Es müssen also vom Ganglion selber lokal bestimmte Reize ausgehen, und da diese in ihrer Gesamtheit sowohl vom Cerebralganglion abgesogen werden, als auch — bei Tonusfall in der Muskulatur (Cocaïn) sozusagen angezogen werden können; da ferner ein einfacher, elektrischer, auf das Pedalganglion wirkender Reiz sich gleichfalls in ihm, aber auch nur in ihm, zu jenem rhythmischen Reiz umsetzt, so können wir auch hier weiter nichts haben, als einen Tonusausgleich zwischen Pedalganglion und

Locomotionsorganen. In jenem muſs nur eine Vorrichtung sein, die auf den ausgleichenden Strom dergestalt einwirkt, daſs er nicht mehr gleichzeitig alle Nervenfasern durchfließt, sondern eine nach der andern; vielleicht auch so, daſs jedem Abfluſs in der angegebenen, ein solcher in entgegengesetzter Richtung folgt. Das Tier hat uns keinen Schlüssel zu diesem Rätsel gegeben, und ich würde die genannte Vorrichtung mit X bezeichnet, als unbekannt anerkennen, reizte mich nicht der Versuch, die von Uexküll (S. 97) beschriebene und sogenannte »Klinkung« zur Erklärung heranzuziehen, wobei es sich um das für uns durchaus unbewiesene Gesetz handelt: »Der Tonus ist die Schwelle für die Erregbarkeit.« Die Vorrichtung würde also aus einer Anzahl miteinander verbundener »Ganglieneinheiten« bestehen, von denen jede nach oben mit einer »Tonuszelle«, nach unten mit einer Nervenfaser in Verbindung stände. Der geringste Tonus ist in der ersten, und zwar so, daſs sie für den aus den Tonuszellen kommenden Ausgleichstrom »eingeklinkt« ist, d. h. ihn überhaupt anzieht. Der Tonus steigt dadurch in ihr und fließt nach dem Muskel ab — es entsteht eine erste Kontraktion. Das Wasser wird in die angrenzenden Partien gepreſst. Nach Uexküll setzt künstliche Dehnung eines Muskels den Tonus in diesem herab (für uns gleichfalls unbewiesen); dadurch wird die nächste Einheit eingeklinkt, in die Tonus aus der zweiten Tonuszelle und der ersten Einheit abfließt; dadurch erfolgt Kontraktion II, Dehnung I etc.

Dies ist eine Erklärung wie jede andere, die eben nicht bewiesen werden kann, nur ein Versuch, sich von der Möglichkeit einer solchen Vorrichtung überhaupt eine Vorstellung zu machen, eine Vorrichtung, für die wir im übrigen ruhig den Wert X lassen können, ohne dadurch etwas an unserem eigentlichen Resultate zu ändern: Wenn aus dem locomotorischen Centrum im Pedalganglion Tonus nach den Bewegungsorganen abfließt, durch die uns bekannten Gesetze bedingt, so muſs der Ausgleichstrom — innerhalb des Centrums — durch einen Apparat fließen, der ihm die notwendige Rhythmik mitteilt. Hierzu müssen wir auch noch die Erscheinung zählen, daſs nämlich Flügel- und Fuſsbewegung meist vikariierend auftreten. Über die Ursachen

derselben liegen nur zwei Versuche vor: Zwingt man ein Tier zum Schwimmen (durch Befestigung eines Korkes in der Haut), d. h. entzieht man dem Fufs die Unterlage, so beginnen die Flügel stets sich zu bewegen. Dann wies ich ziemlich bestimmt nach, dafs ein stärkerer Reiz für den Flügelschlag nötig ist als für die Bewegung des Fufses.

Es ist also wahrscheinlich, dafs entweder durch Reaktion bei Verlust des Bodens oder durch spontane Aktion des Cerebralganglions Steigerung der Spannung im Pedalganglion eintritt; es folgt ein kräftigerer Strom, der das Einsetzen der Flügel zur Folge hat.

Dafs diese Änderungen allein vom Cerebralganglion ausgelöst werden können, beweist das Tier, dem genanntes Ganglion exstirpiert worden ist; indem bei diesem alle jene Änderungen nur durch unmittelbare äufsere Einflüsse bedingt sind; davon haben wir uns überzeugt.

So ist denn das Auslösen irgend welcher spontaner Bewegungen einzig und allein Funktion des Cerebralganglions, während die Arbeit des Pedalganglions, teils freilich auch diejenige des Cerebralganglions, rein automatisch ist.

Wodurch nun der Normaltonus in den einzelnen Ganglien entsteht, ob durch eigenen Stoffwechsel oder durch Zuführung auf centripetalen Bahnen, darüber eine Meinung zu äufsern, unterlasse ich.

Zum Schlusse erlaube ich mir, dem Herrn Baron von Uexküll für mancherlei Ratschläge und Besprechungen meinen besten Dank auszudrücken, verbunden mit dem Wunsche, dafs mich eine weitere Thätigkeit auf dem hiermit betretenen Felde noch oftmals zu solch förderndem Verkehr mit dem genannten Herrn führen möge. Für die reichliche und freigiebige Überlassung von Material und Hilfsmitteln bin ich der Verwaltung der zoologischen Station zu Neapel aufs tiefste verpflichtet. Besonders den freundlichen Bemühungen des Cav. Dott. S. Lo Bianco verdanke ich es, über eine solch grofse Zahl von Versuchstieren verfügt zu haben.

Litteraturverzeichnis.

1) Mazzarelli Giuseppe, Monographia delle Aplysidae del Golfo di Napoli. (Memorie della società Italiana delle scienze Tom IX, Ser. 3a, No. 4, 1893.)

2) Keferstein, Weichtiere (aus Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 3, 2. Abt. 1862—66).

3) Simroth H., Die Bewegung unserer Landnacktschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle des Limax cinereoniger Wolf. (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. 32, 1879, Heft 2, S. 284.)

4) Schönlein Karl, Über Säuresekretion bei Schnecken, II., Über die Einwirkung der Wärme auf den Tonus der Muskeln von Schnecken und Holothurien. (Zeitschr. f. Biol. Bd. 36 S. 523—548.)

5) Schönlein Karl, Über das Herz von Aplysia limacina. (Zeitschr. f. Biol. Bd. 12.)

6) Steiner J., Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. III. Abteilung: Die wirbellosen Tiere. (Braunschweig, F. Vieweg & Sohn, 1898.)

7) Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere. (Leipzig, J. Ambrosius Barth, 1899.)

8) Bottazzi F., Ricerche fisiologiche sul sistema nervoso viscerale delle Aplysie e dialcuni Cefelopodi. (Rivista di scienze biologiche No. 11—12 Vol. 1, Como 1899.)

9) Graber V., Über die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe. (Biolog. Centralbl. Bd. 8.)

10) Fleischmann A., Die Bewegung des Fufses der Lamellibranchiaten. (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42, 1885, Heft 3, S. 367.)

11) v. Uexküll, Die Physiologie des Seeigelstachels. (Zeitschr. f. Biol. Bd. 39, 1900, S. 73—112.)

12) Vayssière A., Atlas de l'Anatomie Comparée des Invertebrés. (Paris, 1890.)

13) Goltz Fr., Studien über die Bewegungen der Speiseröhre und des Magens des Frosches. (Pflüger's Archiv Bd. 6, 1872, S. 616.)

Arbeiten, die nicht citiert sind:

Blochmann F., Die im Golf von Neapel vorkommenden Aplysien. (Mitteilungen d. zoolog. Stat. zu Neapel, Bd. 5, 1884.)

Gilchrist J., Notes on the Minute Structure of the Nervous System of the Mollusca. (Journ. of the Linnean Society (Zoölogy), Vol. XXVI, No. 167, p. 179.)

Lebenslauf.

Geboren bin ich, Hermann Jordan, evangelischer Konfession, am 9. Juli 1877 zu Paris, als Sohn des Kaufmannes Julius Jordan † und seiner Gemahlin Rosa, geb. Levié. Dem Gesetze nach gehöre ich dem Württembergischen Staate an, in welchem mein Vater heimatsberechtigt war.

Ein halbes Jahr lang besuchte ich in Paris das »Lycée Janson de Sailly«, sodann ein halbes Jahr die Vorschule zu Eisenach. Von Ostern 1887 bis Herbst 1890 das Gymnasium derselben Stadt. Dann ging ich, meiner ausgesprochenen Neigung für die Realfächer folgend, zum Realgymnasium über, welches ich Ostern 1896 mit dem Zeugnis der Reife verliefs. Ich wandte mich nun zum Studium der Naturwissenschaften (anfänglich auch der Mathematik), welchem ich an den Universitäten Würzburg und Bonn oblag. In Würzburg, wo ich von Ostern 1896 bis Herbst 1897 immatrikuliert war, waren meine Lehrer die Herren Professoren und Docenten: Boveri, Geigel, Hantzsch, Hauptfleisch, Marbe, Prym, Röntgen, J. v. Sachs †, Sobotta und Tafel.

In Bonn bin ich vom Herbst 1897 an immatrikuliert. Vom Herbst 1898 bis Ostern 1900 war ich auf eine Studienreise beurlaubt, und zwar nach Neapel, woselbst ich als Privatassistent des Direktors der zoologischen Station, Herrn Geheimrat Prof. Dr. A. Dohrn, thätig war, und gleichzeitig an dem dortigen reichen Material meine Studien betrieb. Daselbst habe ich auch meine Dissertation angefertigt.

Meine Lehrer an der Universität Bonn waren die Herren Professoren und Docenten: Bleibtreu, Borgert, Erdmann, Kayser, Kochs, König, v. La Valette St. George, Ludwig, Martius, Noll, Pflüger, Schiefferdecker, Schöndorff, Strasburger, Strubell, Voigt.

Allen meinen akademischen Lehrern sage ich hiermit meinen aufrichtigsten Dank, sonderlich aber Herrn Geheimrat Prof. Dr. Ludwig, der mich durch wertvollste Anregung und Unterstützung bei meinem Studium aufs tiefste verpflichtet hat.

Thesen.

I. Die vergleichende Physiologie soll Namen anwenden, die einem bestimmten Princip entlehnt sind, die aber, was die Einzelheiten anbetrifft, durchaus dehnbar sein sollen.

II. Auch vom physiologischen Standpunkte aus sind die Benennungen »Cerebralganglion« und »Pedalganglion« bei den Mollusken aufrecht zu erhalten.

III. Die vergleichende Physiologie soll von Forschern betrieben werden, deren Ausbildung im wesentlichen eine zoologische ist, und soll, der vergleichenden Anatomie koordiniert, als Teil der gesamten Zoologie aufgefafst werden.

IV. Solange man noch die Jagd als einen edlen Sport, sowie die oft recht grausamen Operationen an Tieren, deren Zweck es ist, besonders schmackhaftes Fleisch zu erzielen, gut heifst, sollte man sich wohl hüten, die sog. »Vivisektion«, die für die wissenschaftliche Forschung unentbehrlich ist, anzugreifen.

V. Anfänger auf dem Gebiete der Naturwissenschaften sollten es nicht unterlassen, in eingehender Weise philosophische Fächer, vor allen Dingen Erkenntnistheorie zu betreiben.

Fig. 2.

Fig. 3.

Druck von R. Oldenbourg in München u. Leipzig.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00635 9806